SAVANISATION TROPICALE ET GLACIATIONS QUATERNAIRES

par A. AUBRÉVILLE

INTRODUCTION

La revue *Adansonia* qui a succédé aux *Notulae Systematicae* est ouverte à toutes les études qui contribuent à la connaissance des flores et de la végétation et en particulier à celles de leur répartition dans le Monde. J'ai pensé aussi qu'il était utile et certainement bénéfique pour l'esprit de s'élever à l'occasion au delà de la systématique descriptive et exégétique, indispensable mais sévère, et accessible à quelques spécialistes seulement, en réfléchissant sur l'histoire, fut-elle même largement hypothétique, des flores et des végétations qui dans leur évolution et leurs migrations ont changé maintes fois le visage de la Terre. C'est pourquoi j'ai donné à *Adansonia* cette étude d'analyse écologique et d'hypothèses paléoclimatologiques.

*
* *

Il y a dans la répartition des savanes herbeuses et des forêts denses humides en Afrique et en Amérique tropicales des faits écologiquement aberrants, c'est-à-dire que dans certaines régions de savanes herbeuses règnent des conditions écologiques qui sont favorables à l'existence de forêts denses humides ou au moins de formations de forêts sèches ou de savanes boisées. Si le déterminisme écologique est un mode de raisonnement scientifique valable, il y a là un ensemble de faits qui méritent d'être exposés et doivent être expliqués. Je propose dans le présent essai une explication d'ordre paléoclimatologique, l'explication anthropique, vraisemblable ou certaine dans de nombreux cas ne me paraissant dans d'autres ni valable ni probable à l'échelle des faits signalés.

J'ai dans mes recherches de causalité retrouvé une hypothèse que j'avais proposée très sommairement dans un opuscule paru en 1949 *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale.* Depuis cette date j'ai parcouru de nouveaux pays et fait de nouvelles observations tant en Afrique qu'en Amérique. Elles me permettent aujourd'hui de développer et de préciser mon hypothèse de 1949.

J'avais aussi eu l'occasion en mars 1958 au cours d'un colloque organisé à l'Université d'Achimota au Ghana d'exposer ma conception de l'origine des savanes herbeuses à boqueteaux de la région des lagunes en Côte-d'Ivoire. L'explication proposée est ici étendue à toute l'Afrique tropicale et au continent latino-américain.

Bien entendu je ne me suis placé qu'au point de vue du phytogéographe et de l'écologiste qui recherche une théorie générale qui lui paraisse la plus convenable à l'explication d'un faisceau de faits biologiques et qui ne prétend pas apporter des arguments en faveur d'hypothèses telles que le déplacement des pôles ou des continents qui ne sont pas de sa compétence mais qui, cependant, si elles sont contestées par d'éminents spécialistes sont toujours défendues par d'autres sans que des preuves définitives puissent encore être apportées pour ou contre.

LE MILIEU ET LES FORMATIONS VÉGÉTALES

Le milieu conditionne les formes de la végétation. Une forêt, une savane, une steppe existent ici ou là, parce que ici ou là sont réunies des conditions du milieu convenant à la forêt ou à la savane, ou à la steppe. Elles se résument pour chaque formation en certains types de bioclimats associés à certaines natures du sol. On doit s'attendre donc à constater en chaque lieu, sauf perturbations accidentelles dues généralement à l'occupation humaine, un équilibre milieu-formation. Ce déterminisme est le fondement même de cette science des relations entre le milieu et les êtres vivants que l'on nomme l'écologie. Si le milieu vient à changer, la formation végétale se transforme et un nouvel état d'équilibre s'établit entre le milieu modifié et un nouveau type de végétation. L'adaptation de la végétation aux changements mésologiques peut être lente car il y a une inertie des formations végétales. On peut aussi concevoir que certaines adaptations sont impossibles lorsque les variations du milieu sont trop grandes, et alors qu'il y a substitution brutale d'un type de végétation au type préexistant. Chaque fois qu'un nouveau milieu se constitue, la végétation prend des formes nouvelles qui à la longue parviennent à un état stable que l'on appelle un climax, du moins si aucune autre perturbation n'intervient.

C'est un des objectifs de la géographie des plantes que la détermination des conditions mésologiques qui commandent l'existence des différents types de végétation. Notre propos ici se limitera à la végétation tropicale. Les facteurs biométéorologiques et du sol qui entrent en cause sont très nombreux : indice pluviométrique annuel et régime des précipitations atmosphériques; durée, aridité, intensité, régularité de la ou des saisons sèches; déficit de saturation de l'atmosphère et son régime; régime de la température, amplitude thermique, absence ou présence de saisons froides ou fraîches, gelées; nébulosité; brouillards, brumes, rosées; régime de la radiation solaire globale.

Les facteurs édaphiques sont également très importants : nature du sol (sablonneux, calcaire, argileux, rocailleux, etc...); richesse en éléments nutritifs; profondeur; structure; régime de l'eau dans le sol; etc...

Tous ces éléments interfèrent entre eux, les uns compensant l'insuffisance des autres, ou au contraire additionnant leurs effets favorables ou

défavorables. Des formules climatiques, en grand nombre, ont été proposées en fonction de divers facteurs climatologiques agissant simultanément. Elles sont généralement peu satisfaisantes lorsqu'elles sont appliquées à l'échelle de grandeur des continents, surtout quand elles ne tiennent pas compte des *régimes* des facteurs mis en cause et de leurs interférences. Aussi bien dans nos études écologiques (1-2) avons-nous adopté une méthode analytique d'étude des régimes annuels moyens et de leurs variations possibles de tous les principaux facteurs biométéorologiques. Lorsqu'une telle étude est faite pour différents types de forêts denses humides par exemple, d'après les données fournies par des stations météorologiques situées dans ces régions forestières, on peut rassembler toutes les combinaisons qui se présentent des facteurs mésologiques, y compris ceux des sols, permettant l'existence de telles forêts denses humides et ensuite autant que possible dégager quelques conclusions écologiques générales définissant le climat général de la forêt dense humide.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES FORÊTS DENSES HUMIDES

J'ai fait ces études pour les grands massifs forestiers équatoriaux et subéquatoriaux du Brésil et de l'Afrique (1-2) et conclu qu'à l'intérieur de ces aires de forêt dense humide, l'indice pluviométrique était généralement supérieur à 1 400-1 500 mm sans limite supérieure, et qu'il pouvait descendre à 1 250 mm lorsque les pluies étaient très régulièrement distribuées dans l'année. Ces forêts peuvent supporter des saisons sèches [1] courtes de 1-3 mois consécutifs, et même à l'extrême limite 4 mois lorsque ces saisons sèches assez longues sont peu arides, c'est-à-dire lorsqu'en raison de la tension très élevée de vapeur d'eau atmosphérique et de la nébulosité, le déficit de saturation y demeure très faible en dépit de l'arrêt des pluies. La condition d'un déficit de saturation faible ou moyen et peu variable dans l'année est impérative pour la forêt dense humide. Lorsque durant la saison sèche ou demi-sèche 1 ou 2 mois accusent un déficit assez fort [2], la forêt a tendance à disparaître sauf sur des sols frais et profonds.

Lorsque l'indice pluviométrique est près de sa limite inférieure et que la saison sèche dure plus de 2 mois [3], ou qu'elle devient assez aride au cours d'une certaine période, la forêt dense humide tend à prendre le type biologique dit semi-caducifolié (décidu) tandis que la flore change. Des sols

1. Conventionnellement, pour la zone intertropicale, 1 mois est considéré comme écologiquement sec si son indice pluviométrique est < 30 mm. Il est humide si cet indice > 100 mm. Entre 30 et 100 mm le mois est selon l'incidence d'autres conditions écologiques demi-sec ou demi-humide.

2. Nous avons adopté l'échelle de qualification suivante pour le déficit de saturation. Excessif > 15 mm. Très fort 10-15 mm. Fort 7-10 mm. Moyen 5-7 mm. Faible 3-5 mm. Très faible < 3 mm.

3. Conventionnellement nous avons adopté l'échelle suivante pour la longueur d'une saison sèche : Très longue > 8 mois. Longue 7 mois. Assez longue 4-5-6 mois Courte 2-3 mois. Très courte 1 mois.

sablonneux, très perméables modifient les seuils des minima d'indice pluviométrique et de durée de la saison sèche; le caractère décidu de la forêt s'accuse en général, son aspect et sa flore changent aussi (forêts sur sables blancs notamment).

La présence d'une nappe phréatique peu profonde dans le sol, supplée dans une certaine mesure aux insuffisances de la pluviométrie et de l'humidité atmosphérique. De même la nature d'un sol ayant un grand pouvoir de rétention pour l'eau.

L'étude analytique des forêts sèches denses semi-décidues ou décidues de l'ouest de Madagascar (Majunga) montre que celles-ci se maintiennent sous des climats moins humides que les précédents. L'indice pluviométrique est encore élevé (1 350 mm), mais la saison sèche est très accusée et longue (5 mois). Le déficit de saturation peut être fort, mais il est faiblement variable, un peu plus fort seulement en saison sèche qu'en saison des pluies. Ces conditions médiocres autorisent donc l'existence d'une forêt dense, mais celle-ci perd ses feuilles en saison sèche. La nature du sol (argileux, sableux, calcaire) ajoute son influence sur le faciès forestier et peut accentuer le caractère xérophytique de la forêt quant à sa densité, à la hauteur de la futaie, et au port des arbres. Ces forêts sont des cas limites, car elles ont une médiocre vitalité, ce que l'on observe dans le cas de défrichements : la reconstitution forestière spontanée des aires défrichées est difficile, très lente, ou même impossible.

Cet exemple nous permet d'évoquer la notion biologique de stabilité de la forêt. Une formation stable, dans le cas d'une destruction accidentelle, se reconstitue spontanément avec facilité par divers stades progressifs. Une formation instable se reforme difficilement et peut être remplacée dans des cas extrêmes sans transition par une formation herbacée. Les forêts de l'Ouest et aussi celles des Hauts Plateaux de Madagascar se trouvaient ou se trouvent dans ces conditions limites; leur fragilité biologique explique leur faible résistance aux incendies et aux feux de brousse. Nous pourrions multiplier les exemples en examinant tous les cas qui peuvent se présenter en Afrique et en Amérique du Sud.

Les forêts du Mayumbé et les restes de celles du Fouta Djalon en Guinée subsistent aussi dans des conditions limites. Indice pluviométrique généralement inférieur à 1 400 mm (Mayumbé). Saison sèche très accusée de 4 mois, mais relativement peu aride en raison de la nébulosité et des brouillards. Déficit de saturation très peu variable, faible ou moyen, le minimum se plaçant en saison sèche, contrairement au régime tropical le plus commun où il se produit à la saison pluvieuse. Au Fouta Djalon, la station encore forestière de Mamou est fortement arrosée (2 m), la saison sèche y est très accusée tant par sa durée 4 mois, que par le déficit de saturation qui prend de fortes valeurs influence desséchante de l'harmattan, vent du Nord-Est, alors que tout le reste de l'année il est faible.

Ces forêts sont encore des forêts denses humides mais très instables, très vulnérables après défrichement.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES SAVANES BOISÉES ET FORÊTS CLAIRES[1]

Également intéressant est le cas des savanes boisées et forêts claires qui recouvrent une très grande partie de l'Afrique tropicale (Région chorologique soudano-zambézienne), et celui des savanes boisées du Brésil (sous le nom de campos cerrados). Sur des superficies aussi considérables, l'aridité des climats varie beaucoup quant aux 3 éléments principaux : pluviométrie, durée de la saison sèche, déficit de saturation. Il ne peut être question ici d'entreprendre une étude écologique détaillée. Nous n'examinerons que 3 cas moyens; ceux des *savanes boisées et forêts claires soudaniennes* (climat soudano-guinéen); des *forêts claires et savanes boisées du Haut-Katanga et du nord de la Rhodésie du Nord* (climat haut-

	Climate	Indices pluviométriques	Durée de la saison sèche écologique	Déficit de saturation annuel et régime du déficit mensuel
savanes boisées et forêts claires soudaniennes	soudano-guinéen	moyen ou élevé : 950-1 750 mm	4-5 mois	fort : faible ou moyen en saison pluvieuse, très élevé en saison sèche.
forêts claires et savanes boisées du Haut-Katanga et du nord de la N. Rhodesia	haut-katangien	moyen : 1 000-1 400 mm	5-6 mois	moyen : fort à la fin de la saison sèche.
— id. — N. et S. Rhodesia	rhodésien	faible ou moyen : 600-1 200 mm	6-7 mois	moyen : fort à la fin de la saison sèche.
savanes boisées (campos cerrados) du Brésil central	brésilien central	élevé : 1 500-1 900 mm	4 mois	moyen : faible ou moyen en saison pluvieuse, fort en saison sèche.

1. Rappelons ici la nomenclature qui a été adoptée et recommandée à Yangambi en 1956 par un groupe de phytogéographes spécialistes de la végétation de l'Afrique au Sud du Sahara réunis par le Conseil scientifique africain de la C. C. T. A.

Les *formations mixtes forestières et graminéennes (herbacées)* comprennent : les *savanes herbeuses* sans végétation ligneuse en mélange (ou presque); les *savanes boisées*, mélange d'une formation graminéenne et d'une formation forestière d'arbres et d'arbustes plus ou moins ouverte; les *savanes arbustives* où la formation forestière ne compte que des arbustes et pas ou peu d'arbres; les *forêts claires* dans lesquelles la formation forestière assez dense est constituée d'arbres dont les cimes sont jointives ou presque et revêt alors l'aspect d'une forêt. Chez tous ces types de végétation, il y a un tapis herbacé plus ou moins dense, qui généralement est desséché en saison sèche et alimente alors les feux de brousse.

katangien); des *campos cerrados du centre du Brésil* (climat brésilien-central).

Ainsi qu'on peut l'observer sur ce tableau, ces bio-climats sont assez variables, bien qu'ils correspondent tous au même type de formation, la savane boisée ou à son faciès optimum, la forêt claire. On rencontre aussi dans ces régions des petites taches de forêt sèche dense. La saison sèche dure de 4 à 7 mois, la pluviométrie varie beaucoup entre 600 et 1 900 mm, le déficit de saturation annuel est moyen ou fort, mais surtout il est toujours fort en saison sèche, et parfois très élevé (Soudan). En dépit de ces conditions climatiques sévères, la formation correspondante est semi-forestière : savane boisée ou forêt claire. La plupart de celles-ci sont en réalité d'anciennes forêts sèches denses fermées, dégradées depuis longtemps, parfois très anciennement par les feux de brousse et les défrichements culturaux. Elles sont constituées d'une flore assez riche, spécifique de ces formations mixtes, comprenant des genres et de nombreuses espèces endémiques.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES STEPPES BOISÉES ET FOURRÉS A ÉPINEUX[1]

Les climats accusent un caractère d'aridité plus grand dans les pays de steppes boisées et de fourrés à épineux. Comparons encore 3 cas : les *steppes boisées* à *Acacia* et les *savanes boisées sahélo-soudanaises* (climat sahélo-soudanais), à la limite du Sahel et du Soudan en Afrique

	Climats	Indices pluviométriques	Durée de la saison sèche écologique	Déficit de saturation
steppes à Acacia et savanes boisées sahélo-soudanaises	sahélo-soudanais	400-1 000 mm	6-7 mois	très fort, parfois excessif.
fourrés du sud de Madagascar à Didiéracées et Euphorbes	sud - Madagascar	500-550 mm	6-7 mois	moyen.
catinga du nord-est du Brésil	nord - oriental brésilien (sous-climat du Ceara)	1 000 mm, souvent 750 mm	4-7 mois	fort à très fort.

1. La steppe d'après la définition de Yangambi est une formation très ouverte, herbeuse, ou mixte, herbeuse et forestière. Le tapis graminéen est moins élevé et moins dense que dans la savane. La steppe peut être herbeuse, ou arbustive, ou arborée, ou buissonnante ou succulente.

En général elle n'est pas parcourue par les feux, Ecologiquement elle est liée à des climats arides.

Le fourré est une formation arbustive, dense, fermée, continue ou discontinue, parfois impénétrable, qui peut être aussi dominée de place en place par quelques arbres. Dans le fourré à épineux les plantes épineuses sont nombreuses.

occidentale et centrale; *les fourrés à Didiéracées et euphorbes du sud de Madagascar* (climat Madagascar Sud); la *catinga du nord-est du Brésil* (climat nord-oriental du Brésil).

Ces trois climats se ressemblent par leur faible pluviosité et la longue durée en général de la saison sèche. Le déficit de saturation est souvent très fort, moyen seulement à l'extrémité sud de Madagascar.

Les conditions mésologiques sont donc très médiocres. Cependant ces régions sont couvertes de steppes boisées souvent à épineux, ouvertes ou très fermées, et même de fourrés denses à Madagascar. La flore de ces régions est très individualisée, et parfois riche en genres et espèces.

*
* *

Nous aboutissons à cette conclusion générale que dans les pays tropicaux il est possible de déterminer les conditions écologiques des diverses formations végétales, celles-ci étant déterminées et pouvant être donc caractérisées par celles-là. En outre et c'est le point sur lequel nous insistons; *quelles que médiocres que soient les conditions imposées par le climat, le type végétal comporte toujours de nombreux éléments arbustifs et arborescents associés aux formations herbacées et il est constitué d'une flore individualisée parfois très riche.* Ce type est ou une steppe boisée très ouverte, ou une savane boisée, ou une forêt claire, ou un fourré dense, ou une forêt sèche dense basse, ou une lande.

Dans la réalité ces pays, très vastes, sont occupés par une mosaïque de toutes ces formations, dont les taches sont réparties en relation avec les types de sols si du moins nous faisons abstraction des modifications dues aux défrichements des populations. *La nature du sol a d'autant plus d'importance que le climat devient aride.* Cette influence est très visible, lorsqu'on approche des véritables déserts, la végétation se diffuse de plus en plus, plantes herbacées comme plantes ligneuses; la flore aussi s'appauvrit beaucoup. Les paysages demeurent ceux des steppes boisées, très ouvertes et discontinues, dont le spectre biologique continue à compter beaucoup d'arbrisseaux, et de sous-arbrisseaux appartenant à une flore érémique spécialisée.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES FORMATIONS MONTAGNARDES

Les formations végétales des hautes montagnes sont naturellement liées à des climats, des sols et des conditions topographiques très particulières. Selon l'altitude, la position géographique, les expositions aux vents dominants, la raideur des pentes, elles se diversifient en : forêt dense humide montagnarde sempervirente ou décidue, fourrés sempervirents ou décidus, hautes bambusaies, landes, prairies altimontaines, et dans les très hautes montagnes de l'Afrique orientale à haute altitude en peuplements extraordinaires de grands séneçons et de lobélics, fourrés d'alchemilles, d'*Helichrysum*, etc... A chaque type végétal correspond un type de milieu. Il n'y a pas place ici pour développer ce sujet d'écologie et de bioclimatologie. Nous voulons seulement faire ressortir ce fait capital : *dans les régions tropicales humides,*

jusqu'à l'étage des glaciers, la végétation ligneuse dense et fermée prend toujours possession du sol, et ceci si abruptes que soient les pentes; presque verticales, la végétation ligneuse s'y accroche encore dans l'étage des nuages. Dans les pays semi-arides alors que les plaines et les collines de piedmont sont couvertes de savanes boisées ou de steppes, souvent la végétation ligneuse fermée coiffe encore sommets et crêtes les plus élevés exposés aux vents océaniques. Reconnaissons tout de suite que beaucoup de chaînes de hautes montagnes en zone tropicale sont au contraire dénudées de toute végétation ligneuse, à l'exception fréquente de ravins d'érosion qui sont boisés; il y a plus de montagnes dénudées que de massifs montagneux intégralement boisés. L'explication en est simple, l'homme, les défrichements et les feux sont responsables de la destruction d'un manteau sylvestre initial. Les formations de montagne étant installées sur des sols le plus souvent superficiels, ou couvrant des pentes abruptes, facilement érodables par ravinement ou glissement, étant violemment irradiées lorsque les brumes et nuages s'entrouvrent sont particulièrement instables et vulnérables aux incendies. *C'est le feu qui a détruit les formations montagnardes primaires.* Les bambuseraies, les bois de séneçons, peuvent être eux aussi incendiés en dépit des sols spongieux, couverts de couches épaisses de mousses gorgées d'eau dans les hautes montagnes de l'Afrique équatoriale orientale (Kenya, Ruwenzori (4)). Or, soit que la faible couche de terre soit arrachée par les pluies après la destruction de la couverture végétale, soit que la réinstallation d'une végétation soit toujours difficile et lente à haute altitude du fait du climat, on comprend que la montagne puisse demeurer définitivement dépourvue de toute végétation ligneuse après incendie ou défrichement. Le fait essentiel à retenir et dont il faut tirer toute la conclusion est que lorsqu'un pays tropical humide de haute altitude est totalement inhabité, les formations ligneuses, parfois naines et parfois inextricables, les recouvrent d'un manteau continu sur les escarpements les plus raides, jusqu'aux crêtes les plus aiguës. Des arrachements de terre peuvent s'y produire pendant les saisons pluvieuses, mais les coulées de terre sont à la longue reconquises par la végétation lianoïde et arbustive. Les photographies des hautes crêtes boisées du Tsaratanana et du Marojejy (7) à Madagascar sont à cet égard particulièrement démonstratives; alors que certains contreforts à la base du Tsaratanana sont en proie à une érosion intense qui les transforme en extraordinaires paysages dénudés de « bad lands ». On connaît les magnifiques photographies qui ont été publiées de la végétation du Ruwenzori et des volcans de la chaîne des Virunga qui montrent cette splendeur de la végétation sous le climat équatorial de haute montagne, doux ou froid selon l'altitude, mais à température moyenne peu variable dans l'année, et sur des sols saturés de l'eau des pluies et des brouillards.

LES CLIMAX FORESTIERS DANS LA ZONE INTERTROPICALE

Nous arrivons alors à ces conclusions générales très importantes d'écologie tropicale que dans les pays tropicaux la végétation primaire

est sous les climats humides une végétation de forêt dense, ou plus généralement de végétation ligneuse dense et, sous les climats semi-arides, encore une végétation ligneuse, biologiquement différente des précédentes, fermée ou ouverte; lorsqu'elle est ouverte il y a transition vers des formes mixtes graminéennes et forestières. Dans les régions semi-désertiques les formations climax sont encore des steppes à végétation ligneuse, de sous-arbrisseaux nains et de succulents, très ouvertes, où les herbacées pérennes (graminées) n'ont plus une place prépondérante, alors qu'au contraire les herbacées annuelles abondent en saison estivale pluvieuse. Tels sont à notre avis les grands types climaciques de végétation tropicale.

Je suis allé autrefois plus loin encore à propos des formations mixtes graminéennes et forestières, mais je me contenterai de résumer ici mes conclusions. Je suis arrivé à la conviction que ces formations mixtes appelées communément savanes boisées et forêts claires ne sont climaciques que dans des pays très arides, où vu la pénurie d'humidité dans le sol, les systèmes radiculaires des arbustes et des arbres sont dans l'obligation de s'étendre et, arbustes et arbres donc de laisser des intervalles suffisants entre eux, lesquels sont évidemment occupés par une végétation graminéenne qui, avide de lumière et proliférante comble rapidement les vides.

C'est le cas extrême par exemple, de ces peuplements sahéliens d'arbres épineux, que logiquement on pourrait appeler aussi des « forêts claires à *Acacia* », qui se trouvent sur des sables à la périphérie du désert. Mais dans les régions qui ne sont que semi-arides, où la saison des pluies est encore assez longue (région soudano-guinéenne par exemple), où la végétation arborescente est dormante durant la saison sèche et ne requiert donc pas beaucoup d'eau en dépit du fort déficit de saturation qui s'y produit, *le conflit arbre-graminée, forêt-savane ne peut manquer d'éclater.* Les graminées habituelles des savanes sont très héliophiles et supportent non ou mal d'être sous l'ombrage des arbres; elles dépérissent et si les cimes du couvert forestier se rejoignent, lorsque ce couvert se ferme, elles disparaissent parfois complètement. Inversement, les graminées lorsqu'elles se développent librement en groupements denses empêchent ou entravent le développement des semis et des jeunes plants des espèces ligneuses. Une formation faite d'un mélange, d'une communauté d'arbustes et d'une communauté de graminées est donc sauf le cas exposé plus haut des pays arides, une anomalie, un groupement antinaturel, où la végétation forestière, où la végétation herbacée dans cette union apparente devrait l'emporter. Dans la plupart des cas, si des facteurs extérieurs n'intervenaient pas en faveur des herbages comme les feux de brousse annuels et les défrichements, la strate forestière finirait par l'emporter, car elle a pour elle la position dominante, la longévité, la puissante installation en profondeur dans le sol, la vigueur de la souche. Rarement en fait elle peut emporter la décision, et une sorte de fire-climax, de climax du feu, finit par acquérir une stabilité apparente, sous forme d'une savane boisée. Mais alors quel est le vrai

climax? Pour moi, — je n'ai aucun doute à ce sujet —, c'est la forêt sèche dense, formation fermée constituée en grande partie des mêmes espèces ligneuses qui existent dans la savane boisée (1, 3). Des preuves expérimentales ont été apportées de la possibilité de la reconstitution d'un type forestier par simple protection contre les feux assurée pendant des temps plus ou moins longs (5, 6, 8, 34). Il existe aussi des vestiges, rares il est vrai de ces anciennes forêts sèches denses (1, 3, 9). Mais je ne veux pas m'étendre ici plus longtemps sur ce sujet que j'ai largement développé ailleurs.

En résumé dans des conditions climatiques analogues à celles du climat soudano-guinéen la formation climacique n'est ni la savane boisée, ni même la forêt claire, l'une et l'autre dégradées que nous voyons aujourd'hui, mais une forêt sèche dense à faciès variés, où les graminées n'occupaient que des emplois secondaires de compagnes dans les sous-bois clairiérés.

Des objections à ces affirmations viennent immédiatement à l'esprit. Tous ceux qui ont voyagé dans les pays tropicaux ont vu plus souvent des montagnes pelées que des montagnes boisées, de médiocres savanes arbustives que de forêts sèches denses, parfois aussi plus de savanes strictement herbeuses que de savanes boisées, et *même beaucoup de savanes herbeuses dans des régions de grande forêt.* C'est toute l'écologie qui semble en défaut confrontée avec ces observations que l'on peut faire aujourd'hui selon lesquelles *sous climat très humide comme sous climat semi-aride peuvent se rencontrer d'immenses étendues de savanes purement herbeuses ou presque.* Pour nous chez qui le déterminisme écologique est le fil conducteur sûr, il y a des explications à trouver à ces faits apparemment contradictoires. Puisque dans des conditions très médiocres de climat, nous avons montré que les sols étaient tout de même couverts de formations forestières, forêts denses ou fourrés, ou au pis de formations mixtes forestières et graminéennes comment peut-il se faire que dans des conditions biologiques bien meilleures, celles du climat forestier, il puisse y avoir des étendues considérables de savanes herbeuses ou très médiocrement arbustives même dans des régions presque inhabitées. L'écologiste s'y perd peut être d'abord mais doit finalement comprendre et espérer convaincre.

SAVANES ANTHROPIQUES

Les défrichements, les incendies et les feux de brousse ont largement transformé les paysages végétaux des régions tropicales.

Le défrichement des forêts est un fait d'hier et d'aujourd'hui qui prend de plus en plus d'ampleur avec le développement démographique et économique dans les pays tropicaux. S'il y a encore tout de même des régions où la végétation paraît intacte et peut être considérée comme le type climacique, surtout dans les régions humides de grande forêt, c'est parce qu'elles sont demeurées pratiquement inoccupées par l'homme jusqu'aujourd'hui. Tandis que partout ailleurs où sont établies depuis

longtemps les populations, la dégradation de la végétation est un fait acquis. Effectivement il y a beaucoup de savanes anthropiques dans la forêt dense. Ce sont des faits évidents, aussi nous n'avons pas l'intention de développer ce sujet, bien connu et qui a alimenté une abondante bibliographie. Beaucoup de savanes herbeuses ou quasi herbeuses des régions forestières sont le dernier terme d'une série régressive : forêt dense humide, défrichements, cultures-formations secondaires, défrichements-cultures et finalement savane herbeuse brûlée chaque année à la saison sèche.

Sur les lisières actuelles forêt-savane, la savane herbeuse anthropique (à *Pennisetum*, Afrique occidentale) est d'ailleurs colonisée assez rapidement par quelques espèces arbustives banales, très résistantes aux feux de brousse, qui en dépit de la concurrence des hauts herbages réussissent à s'y installer. Ce processus a été étudié par nous-mêmes autrefois en Côte-d'Ivoire et en Guinée ex-française sur la périphérie de la forêt (1-3). A la longue la colonisation se renforce d'autres éléments et finalement les savanes boisées sur ancien sol de forêt dense humide défriché arrivent à ressembler par l'aspect comme par la flore aux savanes boisées et forêts claires issues de la dégradation des anciennes forêts sèches denses. En général, la reconstitution forestière a tendance à se développer dans les savanes herbeuses anthropiques, soit sous forme d'une formation secondaire fermée, soit d'une savane boisée. L'explication anthropique souvent satisfaisante ne peut cependant à notre avis être valable pour certaines régions entièrement ou presque recouvertes de savanes herbeuses ou pauvrement arbustives. Nous y reviendrons à propos des exemples que nous exposons plus loin.

SAVANES ÉDAPHIQUES

Mettons tout de suite à part le cas des savanes herbeuses édaphiques. Il y a des sols qui sont inaptes à porter une végétation ligneuse. Ce sont ceux où une couche imperméable se trouve à la surface ou près de la surface du sol. Un exemple fréquent est celui des « demboes », dépressions topographiques peu accusées, colmatées, où stagnent les eaux des pluies. Un autre cas est celui de sols sableux peu profonds recouvrant encore une couche d'argile peu profonde, et mal drainés. En saison sèche, le milieu est très sec, et en saison des pluies il est gorgé d'eau et parfois inondé. Aucune végétation forestière ne tolère ces sols alternativement secs et gorgés d'eau, aucune plantule ne peut s'installer dans ces conditions. Parfois la couche imperméable affleure sous l'aspect d'une cuirasse ferrugineuse non fissurée. Seules des herbacées peuvent vivre dans les craquelures superficielles de la croûte et dans les cavités où s'accumule un peu de terre. Beaucoup de petites savanes herbeuses incluses en forêt ont cette origine. Les bancs de sable récemment exondés portent aussi une végétation pionnière herbeuse.

En général ces savanes édaphiques n'ont que des aires relativement petites et se présentent sous forme de clairières à l'intérieur des formations forestières.

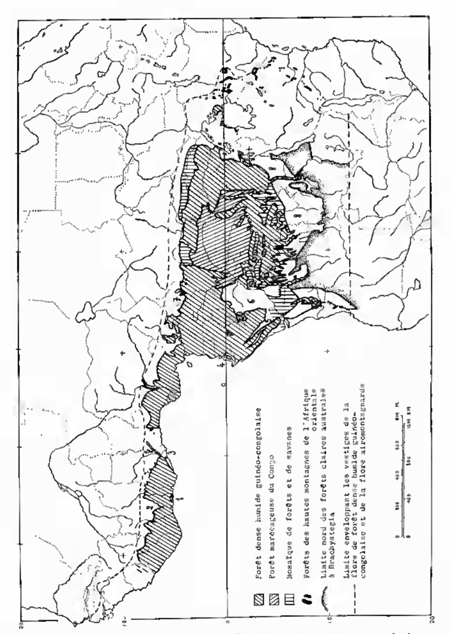


Fig. 1. — La forêt guinéo-congolaise actuelle et les secteurs de savanes herbeuses aberrantes (limites révisées d'après les documents les plus récents de Letouzey (Cameroun) et Devred (Congo) : **1**, Savanes herbeuses à boqueteaux de la région des lagunes en Côte d'Ivoire. — **2**, Le saillant ou V du Baoulé (Côte d'Ivoire). — **3**, Les savanes de la côte du Ghana et des plaines de la basse Volta. — **4**, Les savanes herbeuses (plaines) du Gabon. — **5**, Savanes herbeuses ou pauvrement arbustives de la Ngounié, de la Nyanga et du Niari (République du Congo). — **6**, Savanes herbeuses des plateaux batékés (République du Congo). — **7**, Savanes herbeuses arbustives de la haute Sanga (République centrafricaine). — **8**, Savanes herbeuses du Congo méridional.

Source : MNHN, Paris

LES RÉGIONS DE SAVANES HERBEUSES ÉCOLOGIQUEMENT ABERRANTES

L'objet principal de notre étude est de répondre à cette question : *lorsque les sols ne peuvent être mis en cause, ni l'action anthropique, et qu'il s'agit de vastes régions de savanes sous climat favorable aux forêts denses, humides ou sèches, quelle est la cause de ces paysages écologiquement aberrants?*

Nous allons exposer un certain nombre de cas d'espèces, et de tout le faisceau des faits d'observation nous tenterons une explication d'ensemble cohérente.

LES SAVANES HERBEUSES A BOQUETEAUX DE LA RÉGION DES LAGUNES EN COTE-D'IVOIRE

La région côtière de la Côte-d'Ivoire entre Fresco à l'Ouest et la frontière du Ghana à l'Est est remarquable par un chapelet de grandes lagunes réunies par des marécages qui sont d'anciennes lagunes colmatées par les alluvions fluviales. Autrefois une seule lagune s'étendait sans discontinuité, séparée de la mer par un cordon littoral plat, large de quelques kilomètres à quelques dizaines de mètres seulement. La plage littorale est absolument rectiligne sur 300 km environ, ou plutôt dessine un angle de prés de 180° dont le sommet rentré vers l'intérieur est à hauteur d'Abidjan. Le bord des lagunes côté terre est au contraire extraordinairement découpé en baies profondes. C'est évidemment une ancienne côte marine. Le plateau sablo-gréseux tertiaire qui constitue ici le rebord du continent se termine assez abruptement au-dessus des lagunes, parfois d'une hauteur de 95 m (Bingerville).

Le cordon littoral plat est boisé mais rayé parfois de lignes de savanes étroites, parallèles à la Côte, sur bancs de sable alternant avec des rides boisées qui sont les restes d'anciens fossés de drainage, qui se formaient parallèlement à la mer sans pouvoir trouver un exutoire. Il est coupé en de rares points par les embouchures des fleuves, Niouniourou à Fresco, Bandama à Grand-Lahou, Comoé à Grand-Bassam, Bia-Tanoé à l'Ouest et prés d'Assinie.

Le plateau littoral forme une étroite bande de grès tertiaires qui borde les lagunes. D'un modelé mou il est coupé par les basses vallées des nombreuses riviéres aux eaux jaunes qui se jettent dans les lagunes, et par les vallées courtes trés ramifiées aux versants raides de petites rivières qui ne draînent que le plateau; les eaux de celles-ci coulant sur des sables, sont toujours claires, à peine salies à la saison des pluies. La forêt dense humide sempervirente le recouvre mais des savanes, parfois très étendues, rompent de place en place le manteau forestier. Ce sont des savanes herbeuses, garnies de quelques peuplements clairs de rôniers *(Borassus flabellifer)* et par places de boqueteaux. Elles sont brûlées annuellement. Le sol de ces savancs est de la même nature que celui

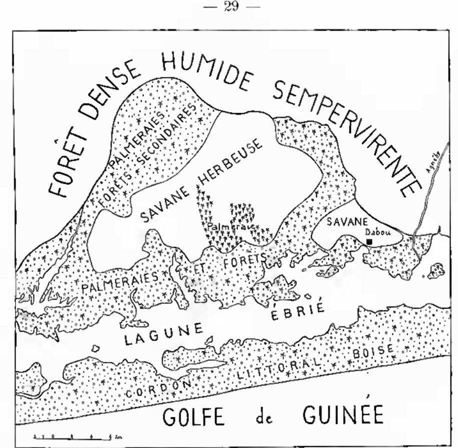


Fig. 2 — Type de savanes littorales en Côte-d'Ivoire. Les savanes herbeuses à boqueteaux de Dabou.

de la forêt environnante, seulement un peu moins riche en matière organique dans l'horizon superficiel. On y a installé avec succès près de Dabou des plantations de palmiers à huile.

L'existence de ces savanes sur le plateau a posé depuis longtemps le problème de leur origine. Leur présence en effet étonne sous un climat quasi équatorial : saison sèche de 1-2 mois écologiquement tempérée par la tension de vapeur d'eau toujours très élevée, déficit de saturation constamment très faible, pluviosité atteignant 2 m d'eau, climat donc éminemment favorable à la forêt dense humide, celle-ci étant par ailleurs au contraire desservie dans une certaine mesure par le sol sablonneux très perméable et pauvre en éléments nutritifs. Cependant elle existe autour des savanes sur les mêmes sols, nullement décadente et d'une grande exubérance.

On a mis en cause les défrichements. Il est probable que la région

lagunaire a dû être habitée depuis très longtemps par des populations attirées là par les facilités de communication offertes par les lagunes et par les possibilités de pêche. Les populations ont défriché la forêt pour la cultiver. De fait, tout autour des grandes savanes côtières, la forêt est souvent transformée en une vaste palmeraie d'*Elaeis guineensis* d'origine évidemment anthropique. Dans les savanes de Dabou et de Bingerville des boqueteaux isolés sont parfois devenus après défrichements et cultures des touffes de palmeraie. Cependant depuis cinquante ans que ces savanes sont observées, nul cas n'a été noté d'un recul des lisières de la forêt. Au contraire, là où le feu n'est plus passé, dans une plantation de caféiers par exemple, — car on a tenté de planter des caféiers dans des savanes —, l'envahissement du sol est visible par des espèces forestières typiques de la forêt secondaire. Certains boqueteaux dans les savanes de Bingerville apparaissent être en extension, sous la conduite d'ailleurs d'une essence exotique, le goyavier *(Psidium guajava)*.

La puissance d'installation de la forêt en basse Côte-d'Ivoire, même sur les sols sableux de la région des lagunes, constatée au surplus par ce fait qu'aucune savane n'y est en extension en dépit d'une activité humaine certainement plus grande qu'autrefois, semble devoir faire rejeter à la fois l'hypothèse « savanes édaphiques » et aussi celle d'une origine anthropique. En quelque sorte les conditions du milieu présent sont telles que ces savanes ne devraient pas exister. Puisqu'elles existent c'est qu'elles se sont établies sous un climat sec antérieur au climat actuel plus humide. Depuis l'humidification climatique, la forêt a tendance à les envahir. Comme sa puissance d'envahissement est grande, qu'elle demeure en dépit de l'action de retardement due aux défrichements et aux feux de brousse, et puisque des plaques herbeuses subsistent encore de nos jours, c'est que les conditions climatiques qui ont permis la formation des savanes furent celles d'une période relativement récente et que nous assistons encore de nos jours au développement de la colonisation forestière consécutive à l'humidification climatique.

LE SAILLANT DES SAVANES HERBEUSES OU ARBUSTIVES DU BAOULÉ EN COTE-D'IVOIRE

Les lisières de la forêt dense qui sont environ à 300 km à vol d'oiseau de la mer, dans l'ouest et dans l'est de la Côte-d'Ivoire, le long des frontières du Libéria et du Ghana s'infléchissent brusquement vers la côte dans la région centrale, dessinant une poche étroite en forme de V, ayant son sommet un peu au nord de Tiassalé sur le fleuve Bandama, et un axe Bouaké-Tiassalé, de direction sensiblement Nord-Sud. Cette poche est habitée par les baoulés dont le cœur du pays est Bouaké; on la désigne souvent sous le nom de saillant du Baoulé.

Le fond de ce coin de savanes enfoncé dans la masse de la forêt est tacheté de forêts, tandis que sur sa bordure ouest, la forêt au-delà des lisières est encore criblée de savanes. La séparation entre forêt et savane, toujours précise dans le détail est parfois vague à grande échelle, tant



1. — Vue d'ensemble des savanes herbeuses à boqueteaux de Dabou (Côte-d'Ivoire). Au premier plan, la lagune Ebrié et ses rives boisées. (Photo Aubréville.)



2. — Au-dessus des savanes herbeuses du Gabon, trouées de cirques d'érosion éteints. (Photo Sarlin C. T. F. T.)

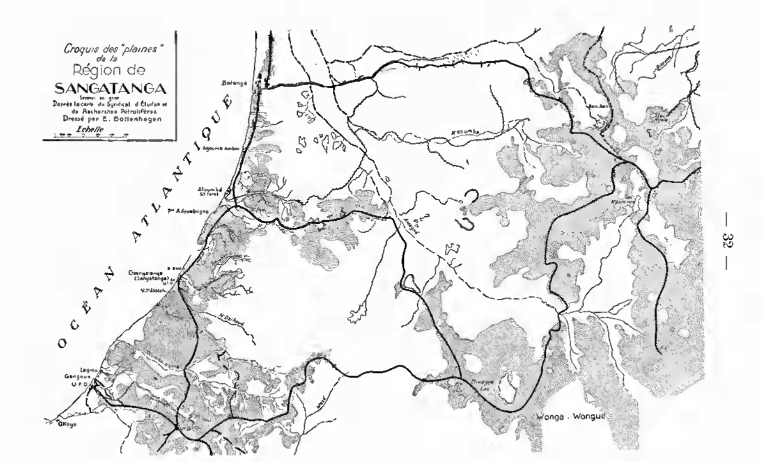
l'interpénétration est grande. Les savanes du saillant sont garnies d'une flore forestière arbustive soudano-guinéenne très pauvre à *Terminalia glaucescens*, *Vitex cuneata*, *Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga*, *Bauhinia Thonningii*, etc..., flore banale colonisatrice des savanes anthropiques les plus récentes.

Là encore le problème de l'origine s'est posé. Cette avancée des savanes en pointe jusqu'à une centaine de kilomètres seulement de la mer doit recevoir une explication. Le climat est toujours forestier, bien que l'on se trouve ici dans un couloir de sècheresse relative; la forêt y trouve de moins bonnes conditions de vie. Mais surtout les conditions édaphiques sont médiocres. Le sol est très sablonneux, le sous-sol granito-gneissique. Cependant non loin de là on trouve, un peu plus à l'ouest, des sols également sablonneux couverts d'une forêt dense du type semi-décidu, moins belle peut-être que le type habituel qu'elle revêt en Côte-d'Ivoire, mais forêt dense tout de même qui se contente de ces sols sablonneux trop perméables où elle souffre incontestablement durant la saison sèche surtout par les périodes du vent desséchant d'est (harmattan). Défrichée, sa reconstitution est vraisemblablement plus difficile que sur bons sols. Mais écologiquement parlant, elle pourrait exister aussi dans tout le saillant du Baoulé.

L'hypothèse anthropique est tentante pour expliquer ce saillant des savanes, d'autant plus que les baoulés qui l'habitent sont des grands défricheurs, cependant l'importance territoriale de ces savanes en pays forestier laisse de sérieux doutes sur sa généralisation.

LES SAVANES HERBEUSES DES « PLAINES » DU GABON

Au sud de l'estuaire du Gabon et presque jusqu'à l'embouchure du Congo, sur des formations côtières tertiaires de sables, de grès tendres et de d'argiles, en pleine zone équatoriale (la ligne de l'équateur traverse l'estuaire du Gabon) on peut voir d'inattendus paysages de forêts et de grandes savanes plaquées sur un relief ondulé. La forêt occupe généralement le fond des vallées mais aussi elle se divise en bois et boqueteaux qui paraissent distribués au hasard sur des croupes, des plateaux, des versants, dans toutes sortes de positions topographiques. De place en place ces collines savanisées sont creusées de grands entonnoirs spectaculaires, avec parois d'amont verticales, en forme de cirques, d'où le nom de « série des cirques » donné par les géologues à ces formations du tertiaire continental. Quelques-uns, parmi les plus grands, dont un a plusieurs kilomètres de diamètre, sont en pleine phase d'activité érosive (3); les falaises rouges taillées à vif dans ces sédiments friables reculent lentement, et le fond de l'entonnoir est sculpté en arêtes vives ruiniformes. La végétation forestière s'est installée dans les creux et progresse elle aussi dans les ravineaux jusqu'au pied des falaises. D'autres cirques sont morts, leurs parois se sont affaissées, les contours et les pentes se sont adoucis; ils sont fixés par la savane herbeuse, mais leur forme reste bien visible. Parfois du sommet d'une croupe plus élevée, on aperçoit la mer au loin, vers l'ouest,



Source : MNHN, Paris

tandis que, à l'horizon opposé, s'étend la grande masse de la forêt équatoriale continue.

Ces savanes herbeuses, aux herbages peu denses, pratiquement sans la moindre végétation arbustive ont reçu le nom de « plaines » au Gabon, sans doute parce que dans ces grandes éclaircies inattendues de la forêt équatoriale, la vue s'étend très loin, comme dans les plaines de l'Europe.

Le climat est subéquatorial; pluviosité de $\pm$ 2 m; existence d'une saison sèche de trois mois, très marquée, régulière, pouvant certaines années dans le secteur sud durer quatre mois, exceptionnellement plus, mais saison peu aride, la tension de la vapeur d'eau étant élevée en permanence et le déficit de saturation moyen mensuel étant constamment faible. C'est un climat forestier attesté d'ailleurs par la forêt vigoureuse qui partage ces sols érodables avec la savane.

La tendance évolutive de la végétation forestière est expansive. La forêt qui a colonisé le fond des cirques et dont l'avant-garde d'arbrisseaux et de lianes grimpe jusqu'au pied des falaises en est une manifestation. Il y en a d'autres. Les études sur la régénération naturelle de l'essence forestière la plus exploitée de la forêt gabonaise, l'okoumé *(Aucoumea Klaineana)* apportent des renseignements intéressants. L'okoumé est un grand arbre très commun au Gabon. C'est une espèce de lumière qui ne peut se reproduire qu'exceptionnellement dans les sous-bois sombres de la forêt, mais dont les jeunes plants envahissent spontanément par exemple les talus des routes et plus généralement tous les espaces temporairement découverts, tels que les terrains de culture. Les graines ailées légères, la croissance rapide de cette espèce à bois dense, en favorisent naturellement la distribution. L'okoumé a ainsi le tempérament d'une espèce pionnière de la colonisation des savanes. De fait, lorsqu'on se trouve dans une savane herbeuse entourée des lisières de la forêt on a souvent l'impression que cette forêt est une forêt d'okoumé, car beaucoup d'arbres sur les lisières sont des okoumés aux cimes aisément reconnaissables. En réalité ce n'est qu'une bande périmétrale de la forêt qui est ainsi constituée d'okoumés; à l'intérieur cette espèce se raréfie. Si on a la curiosité de traverser cette bordure forestière, on peut parfois constater qu'elle est faite sur une profondeur de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres d'un gaulis de jeunes okoumés qui se pressent et se disputent la place et la lumière en bordure de la savane. Incontestablement, la forêt ici gagne sur la savane et l'okoumé est un de ses meilleurs pionniers. J'ai autrefois parcouru cette région, et fait de nombreuses observations qui permettent d'affirmer que cette tendance évolutive positive de la forêt au détriment des savanes gabonaises est nette. L'okoumé n'en est d'ailleurs pas le seul agent. La progression forestière est cependant retardée par les feux de brousse annuels, qui détruisent les jeunes plantes et semis trop audacieux pour s'établir au-delà des lisières; mais de plus, ces feux lorsqu'ils sont poussés par le vent grillent les feuillages de la végétation bordière, peuvent même pénétrer dans le sous-bois et faire périr des parcelles de la forêt. Les lisières ainsi grignotées par les feux se signalent très visiblement par les alignements des fûts des arbres et arbustes morts.

Le conflit entre la forêt en expansion et les feux de la savane, gêne ou arrête évidemment la progression de celle-là, aussi ceux qui ont visité ce curieux pays en rapportent souvent l'opinion que les limites forêt-savane sont fixées. Cependant lorsque une petite aire de savane est indemne des feux annuels durant un certain temps, les espèces de forêt sortent des lisières et colonisent la savane qui à la longue se ferme; le couvert forestier dès qu'il est constitué élimine sous lui les graminées (3, 10, 11). L'okoumé, l'ozouga *(Sacoglottis gabonensis)*, l'éveuss *(Klainedoxa gabonensis)* se remarquent particulièrement parmi les colonisateurs.

Ainsi l'écologie et les observations sur le terrain permettent de conclure que ces savanes herbeuses gabonaises sont véritablement aberrantes. On comprend que les feux aujourd'hui empêchent la forêt de les envahir, mais ceux-ci ne suffisent pas à expliquer comment de telles formations de savane peuvent exister ici sous l'équateur, en mélange avec une forêt qui cherche à s'étendre à leur dépens.

On pense évidemment tout de suite à une origine anthropique. Le pays est très peu habité; dans de vastes secteurs il est même vide d'habitants. Mais à cette objection on peut faire valoir qu'il n'en a pas toujours été ainsi. L'esclavage a ravagé autrefois ce pays, dont la côte, où la barre habituelle des plages de la côte de Guinée est ici absente, était propice aux embarquments des négriers. On a constaté aussi dans les couches superficielles du sol de la forêt la présence de traces de charbon, de débris de poteries. Mais ceci ne prouve cependant pas que la population était assez dense pour avoir détruit la forêt qu'elle occupait.

Personnellement j'ai soutenu cette opinion autrefois (3). Dans une région du bassin de la Ngounié, à l'intérieur de la forêt gabonaise, j'avais eu l'occasion d'observer comment une forêt occupée pouvait disparaître, et comment après une première phase de cultures sur défrichements en forêt, la population pouvait être amenée à émigrer en bloc dans une autre région de forêt primaire parce que les terres étaient épuisées et surtout envahies par une végétation ligneuse et herbacée secondaire dont il devenait difficile de se débarrasser pour cultiver. Dans ces terres abandonnées, les feux de brousse annuels effectuaient à la longue un nettoyage des rémanents forestiers, consolidaient l'emprise d'une savane herbeuse, tandis que la forêt se maintenait par places sous forme de boqueteaux, là où sa dégradation était moins profonde.

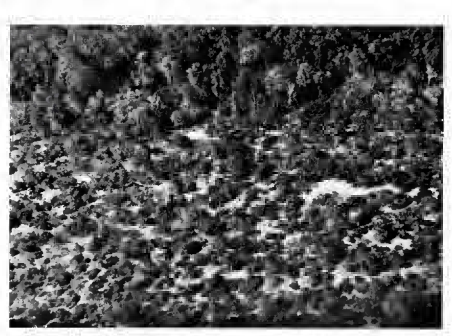
L'explication anthropique est certainement partiellement valable. C'est une grande difficulté d'apporter des conclusions sur la valeur d'une hypothèse lorsque plusieurs facteurs actifs sont en opposition.

Je ne crois plus aujourd'hui que cette explication puisse être généralisée à toutes les savanes des « plaines » du Gabon. D'autres hypothèses que nous exposerons plus loin me semblent mieux à l'échelle de l'importance territoriale des savanes aberrantes, surtout si au-delà des faits locaux on examine le problème sur le plan de toute la zone tropicale.

Au surplus les prospections du Service forestier en vue d'étudier la composition moyenne de la forêt gabonaise en espèces exploitables, ont mis en évidence un autre fait qui me paraît très important.



3. — Lisières de la forêt congolaise dans le haut-Ouelle. Mosaïque de massifs forestiers très découpés, de forêt digitée en extension et de savanes herbeuses ou arbustives. (Photo Aubréville.)



4. — Une savane incluse dans la forêt gabonaise, en voie de colonisation par la végétation forestière. (Photo Sarlin C. T. F. T.)

Source : MNHN, Paris

Il y a plusieurs types de forêts au Gabon. Des forêts primaires de l'intérieur sur le vieux socle cristallin peuvent être caractérisées par l'abondance d'espèces de grandes légumineuses. Il existe aussi une forêt typique où deux arbres dominent, l'alep *(Desbordesia glaucescens)*, l'un des plus grands arbres du Gabon, et le miama *(Calpocalyx Heitzii)*. Ces deux types constituent le principal de la forêt gabonaise. Fait curieux, dans le secteur maritime de la forêt des « plaines », ils n'existent plus.

Cette forêt est une formation très spéciale caractérisée notamment par l'abondance de l'okoumé *(Aucoumea Klaineana)* et de l'ozouga *(Sacoglottis gabonensis)*, précisément par ces deux espèces dont nous avons plus haut signalé le caractère envahissant. Elle est moins riche floristiquement que les forêts de l'intérieur. *J'en conclus qu'il s'agit d'une forêt nouvelle, installée depuis des temps récents dans la bande littorale des sédiments tertiaires.*

Ainsi la distribution si curieuse de forêts et de savanes herbeuses dans le secteur maritime de la série des criques, serait due à une forêt pionnière en cours de progression, celle-ci étant toutefois ralentie par les feux de brousse et par places par l'occupation humaine.

Le mystère persiste donc sur l'origine récente de cette forêt spéciale et de cette savane, en plein pays équatorial humide et forestier.

LES SAVANES DES VALLÉES DE LA NGOUNIÉ, DE LA NYANGA ET DU NIARI EN AFRIQUE ÉQUATORIALE

Entre le massif précambien des Monts de Chaillu à l'intérieur du Gabon, recouvert par la forêt dense équatoriale, et les collines rubannées du Mayombé qui constituent parallèlement au littoral une bande également forestière, s'étendent les savanes de la Ngounié affluent de l'Ogooué, auxquelles succèdent vers le sud celles de la Nyanga puis celles du Niari qui conduisent à proximité de Brazzaville. Elles recouvrent un soubassement précambien schisto-calcaire donnant des sols très argileux.

Elles dessinent une sorte de golfe de savanes qui avance profondément dans la ceinture équatoriale de la forêt, prolongeant ainsi curieusement vers le nord la grande Région chorologique soudano-zambézienne des savanes de l'Afrique australe. Dans le fond du « golfe », ces savanes sont herbeuses, mais lorsqu'on les suit en allant vers le sud, petit à petit des espèces arbustives apparaissent qui leur donnent l'aspect de savanes pauvrement arbustives. Cette flore forestière compte très peu d'espèces; ce sont des espèces banales répandues dans une large partie de l'Afrique soudano-zambézienne, espèces ubiquistes, très résistantes au feu, et de grand pouvoir colonisateur (les plus communes : *Hymenocardia acida, Anonna arenaria, Bridelia ferruginea, Sarcocephalus esculentus;* puis des *Syzygium, Vitex, Psorospermum, Gardenia, Millettia, Dichrostachys).* Elle a donc tous les caractères d'une flore secondaire; sa pauvreté et sa banalité indiquent que son installation est récente.

Fréquemment des blocs d'une latérite ferrugineuse scoriacée sont épars et gisants dans la savane, restes d'anciennes cuirasses désagrégées.

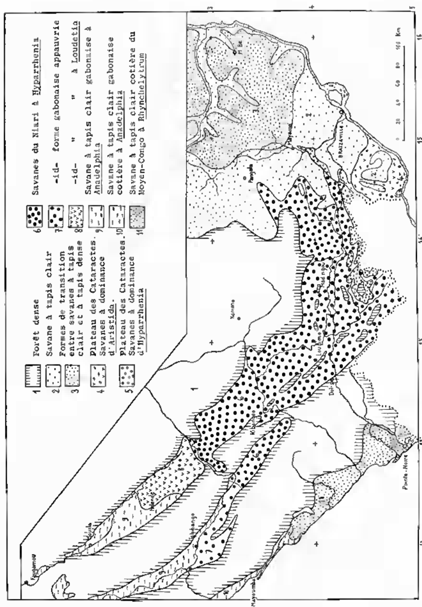


Fig. 4. — Les savanes des vallées de la Ngounié de la Nyanga et du Niari. Carte schématique extraite d'une étude de J.L. Trochain et J. Koechlin, « Les pâturages naturels du Sud de l'A. E. F. », *Bull. Inst. Et. Centrafricaines*, Brazzaville 15-16 : 59-83 (1958).

Ces savanes alternent avec des boqueteaux, des massifs aux lisières très déchiquetées et des galeries forestières.

Dans la Ngounié-Nyanga les sols sont plus sableux, la savane est constituée d'un tapis clair à *Anadelphia* ou à *Loudetia*. Dans la vallée du Niari le tapis graminéen de grandes andropogonées est parfois très dense.

Le climat est encore forestier. Dans la vallée du Niari il devient moins humide. La pluviométrie s'abaisse à 1 300 mm; la saison sèche s'allonge, intense durant quatre mois, plus longue certaines années; mais elle demeure peu aride en raison d'un déficit de saturation faible. Ces conditions peuvent encore comporter la présence d'une forêt dense humide semi-décidue. Partout en dehors de ces plaines et plateaux désolés couverts de la haute savane à *Hyparrhenia*, celle-ci est présente par des vestiges sur les plateaux schisto-gréseux dits des Cataractes et sur les parties méridionales du massif gabonais.

Les mêmes questions que nous nous sommes posées, et que nous nous poserons à propos de toutes les savanes en zone équatoriale, au climax forestier, se présentent au sujet de leur origine et de leur histoire. Les hypothèses anthropiques sont toujours douteuses eu égard à la très faible densité des populations, à la vigueur de la végétation forestière, et à la grande échelle territoriale des savanes considérées. Ce sont bien encore des savanes aberrantes.

LES SAVANES DES PLATEAUX BATÉKÉS ET DE LA HAUTE SANGA EN AFRIQUE ÉQUATORIALE

En approchant de Brazzaville-Léopoldville venant de l'ouest les paysages changent. On pénètre alors sur d'épaisses assises de grès secondaires (crétacé et jurassique) dites du continental intercalaire, qui constituent une grande auréole autour de la cuvette tertiaire et quaternaire du Congo. Les plateaux batékés au nord de Brazzaville en font partie, de même les plateaux bayas de la haute Sanga, les premiers au sud de la bande forestière équatoriale, les seconds au nord. Les sols sont sableux, très perméables, fortement lessivés. Les rivières qui y découpent des vallées assez profondes coulent des eaux claires. Une savane herbeuse, basse, de fines graminées *(Loudetia)* recouvre ces paysages tabulaires, ou de dômes et de collines aux larges ondulations, à l'exception de galeries forestières et de boqueteaux logés dans des creux des versants. Parfois elle est garnie de petits peuplements arbustifs, notamment d'*Hymenocardia acida*.

Ces savanes batékés forment un large « golfe » dans la zone forestière équatoriale entre le bassin gabonais boisé de l'Ogooué à l'ouest et la cuvette boisée marécageuse de la Sanga à l'est, et c'est une chose étonnante que ces paysages herbeux qui se prolongent jusque sous l'équateur lui-même. Quelle explication en donner?

La pluviométrie est moins élevée qu'au Gabon ou que dans la cuvette congolaise, sans être cependant inférieure à 1 500 mm. La saison sèche dure de un à trois mois, quatre mois vers Brazzaville. Le déficit de satu-

ration est moyen et faiblement variable. Les conditions climatiques quoique moins bonnes, à latitude égale, que dans les régions forestières voisines à l'ouest et à l'est sont donc encore favorables à la forêt dense humide. Le sol sableux suffit-il à donner l'explication de ces savanes équatoriales? Certainement pas, car les exemples de sols également sableux portant tout de même des forêts denses ne manquent pas dans ces mêmes conditions de climat (forêt dense humide semi-décidue de Mayama, région de Brazzaville, sur plateau très sableux; environ 1 700 mm de pluies, une saison sèche de quatre mois).

Résultat de l'occupation humaine? Raison non valable non plus, le pays est très faiblement habité. Les feux de brousse parcourent les savanes, mais leurs maigres aliments herbeux ne les rendent pas très dommageables pour les lisières forestières.

La tendance évolutive de la végétation est dirigée vers la forêt. Une curieuse démonstration involontaire s'observe dans des boqueteaux qui dans un certain secteur garnissent en grand nombre les collines. Ils sont dus à une curieuse coutume de la population. Celle-ci installe ses cultures et ses villages de préférence *en savane*. Des palmiers *Elaeis* issus des graines tombées des régimes de fruits apportés pour la fabrication de l'huile de palme s'implantent spontanément dans ces villages; les piquets des clôtures faites de tiges et de branches de deux espèces qui se bouturent avec une extrême facilité, *Ficus* sp. et *Milletia Laurentii*, s'enracinent et se couvrent de rameaux et de feuilles; d'autres espèces arbustives s'introduisent; ainsi le village devient une petite oasis de végétation forestière dans la savane nue. A un moment donné les habitants parce qu'ils estiment que leur village est trop « sale de verdure », ou bien parce qu'ils pensent qu'il est opportun de déplacer leurs cultures sur des terres neuves, émigrent et vont fonder un autre village plus loin dans la savane. Dans l'ancien village abandonné, la végétation forestière qui s'accroît vraisemblablement de graines apportées par les animaux forme un véritable petit bois constitué d'espèces de forêt secondaire.

Incontestablement donc les plateaux de grès dans une ambiance humide équatoriale devraient être boisés. Pourquoi ne le sont-ils pas? Ce sont encore des exemples typiques de régions à savanes aberrantes.

UN HIATUS BIOLOGIQUE ABERRANT : LES SAVANES DU CONGO MÉRIDIONAL

J'ai déjà signalé en 1949 (1) l'anomalie écologique présentée par les régions de savanes herbeuses nues ou pauvrement boisées qui sur des aires considérables font suite vers le sud à la forêt dense équatoriale laquelle sans solution de continuité s'étend du Gabon à la cuvette congolaise et aux hautes montagnes de la dorsale Congo-Nil. Les régions savanisées que nous venons d'examiner dans les vallées de la Ngounié, et du Niari au sud du massif forestier gabonais, ou sur les plateaux batékés ne sont que des extensions remarquables vers le cœur de la forêt équatoriale des savanes du sud, des cas particuliers donc de cette large bande de savanes

Fig. 5. — Paysage des savanes pauvrement arbustives de la Nyanga. Au loin les contreforts boisés du Mayumbe.

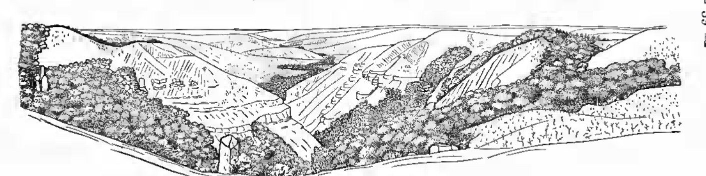


Fig. 6. — Paysage des plateaux batékés, vu de la falaise de Djambala avec taches de forêt dans les ravins.

qui borde la ceinture forestière équatoriale. Elles recouvrent dans le sud du bassin du Congo ces formations de grès continentaux jurassiques, crétacés et tertiaires qui entourent la dépression congolaise elle-même et constituent ainsi la plus grande partie de l'énorme bassin du grand fleuve centrafricain. Ces savanes qui succèdent brusquement à la forêt sont herbeuses ou arbustives, souvent même absolument dénudées de toute végétation ligneuse sur les grands plateaux de sable traversés par ce curieux réseau hydrographique des rivières affluents du cours inférieur du Kasai qui ont toutes une direction générale sud-nord, et dont les vallées sont au contraire garnies de forêts denses strictement vallicoles.

Si ces sols sableux ne sont généralement pas très propices à l'installation de la forêt dense humide — qui semble se réfugier dans les vallées et les thalwegs, de sorte que la forêt dense se dilue dans des panoramas caténiques de forêt digitée — le climat demeure forestier, et cela suffirait à étonner l'écologiste constatant cette « cassure » séparant deux formations opposées, forêt et savane herbeuse, cette absence de gradient végétal alors que les variations climatiques sont continues.

Mais le hiatus biologique apparaît plus profond encore et plus inexplicable si on observe qu'au sud de ces régions dénudées, en s'élevant sur le plateau austral, la végétation forestière reparaît non plus certes sous le type de la forêt dense humide, mais sous celui de belles forêts claires ou de savanes boisées, dans l'Angola, le Katanga et la Rhodésie du Nord, constituée d'une flore ligneuse individualisée et riche en espèces endémiques, nettement plus riche d'ailleurs que les formations homologues de l'hémisphlre boréal, flore typique de la vaste Région bi-tropicale soudano-zambézienne. J'ai indiqué plus haut les caractéristiques climatologiques principales de certaines de ces formations mixtes forestières et graminéennes qui parfois se muent en véritable forêt sèche dense. Ces caractéristiques sont biologiquement moins propices au développement de la végétation forestière que celles qui règnent dans les antichambres savanisées de la forêt équatoriale. Comment peut-on comprendre qu'entre deux régions différentes certes, mais toutes deux puissamment forestières, s'étende le hiatus d'une région de savanes quasi nues, en opposition avec toutes les raisons que nous avons exposées déjà d'un point de vue général.

Il y a de plus, tout de même encore des taches de forêt dans ces régions dépouillées d'arbres qui prouvent que la forêt peut y vivre. Aux approches de Léopoldville-Brazzaville notamment, de larges plaques de forêt subsistent sur les sables, dans les vallées, sur leurs versants et sur des crêtes. Des expériences faites par des forestiers aux environs de Brazzaville (34) sur des sables, montrent que la progression forestière est très nette lorsque les parcelles expérimentales sont protégées des feux de brousse. Duvigneaud a signalé aussi que la progression vers le nord des espèces de la forêt claire australe était très marquée dans les savanes du Kouango.

La tendance évolutive est à la progression des forêts : celle de la forêt dense humide vers le sud, celle de la forêt claire australe vers le nord, tendance qui conduirait ces formations à se rejoindre au travers des actuelles savanes.

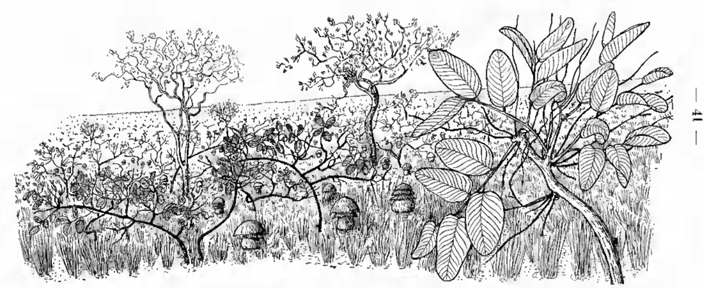


Fig. 7. — Paysage des savanes pauvrement arbustives du Niari. De gauche à droite : un *Ochna* sp., un *Hymenocardia acida*, et un *Annona arenaria*.

Tel est le problème qui se pose à l'écologiste dans cette région de l'Afrique équatoriale.

Des observations analogues peuvent être faites au nord de la forêt équatoriale. Cette forêt n'y est pas toujours, il s'en faut parfois de beaucoup, au contact des aires où la flore forestière soudanienne est à son optimum. Entre elles s'étendent aussi des secteurs de savanes herbeuses ou de savanes médiocrement boisées, mais le hiatus n'est ni aussi large ni aussi accusé que dans l'hémisphère austral et au surplus les influences anthropiques y ont probablement pris une plus grande ampleur. Les défrichements, les feux de brousse, l'influence desséchante du vent saharien d'est, l'harmattan, en saison sèche, ont contribué dans une grande mesure à la dégradation et au recul des forêts denses humides semi-décidues qui constituent la marge de la forêt dense humide dans cet hémisphère. Là donc l'explication anthropique des savanes prend une valeur plus grande qu'au sud de l'équateur, d'autant plus vraisemblable que devant nos yeux le processus de la régression de la forêt dense humide se déroule et s'amplifie. Mais je pense que ce fait anthropique ne peut être seul mis en cause pour expliquer certaines larges discontinuités entre forêt dense humide actuelle et la zone optimum de savanes boisées et forêts claires soudaniennes dans des secteurs tels par exemple que le saillant du Baoulé décrit plus haut, les savanes du plateau camerounien jusqu'à l'Adamaoua, les savanes peu boisées des plateaux sableux de la haute Sanga, et la bande préforestière dans la région de l'Oubangui (Mboumou)-Ouellé.

Mais il m'est impossible d'examiner toutes ces régions où se présentent des problèmes écologiques relatifs à cette distribution forêt-savane. Je suis d'ailleurs très loin de les connaître toutes en Afrique et je me limite aux cas que je connais personnellement et qui me paraissent géographiquement les plus remarquables.

LES SAVANES-STEPPIQUES DU HAUT VELD EN AFRIQUE AUSTRALE

Nous sortons maintenant de la zone équatoriale humide pour entrer dans des régions de hauts plateaux arides au-delà du tropique du Capricorne qui s'étendent au sud du fleuve Limpopo sur l'est du Transvaal, l'est de l'Orange et le Basutoland, c'est-à-dire sur les secteurs orientaux des hauts plateaux de l'Afrique du Sud qui se terminent par les escarpements des Drakensbergen dominant les plaines du Natal. Ils sont le domaine du haut Veld, c'est-à-dire des savanes-steppiques herbeuses, sans arbres sauf quelques acacias au bord des cours d'eau. Ce sont des savanes de courts herbages (short grass) à *Themeda triandra* sur les parties les plus élevées du plateau. Elles sont entourées de secteurs qui ne sont pas exclusivement graminéens : savanes boisées du Bankenveld au nord du Transvaal; savanes à épineux à l'Ouest annonçant le Kalahari, savanes boisées à épineux des plaines du Limpopo, savanes de hauts herbages à l'est de l'escarpement du Drakenberg, coupées des « kloofs » à forêt dense humide sempervirente qui se rattachent physionomiquement et

floristiquement aux restes de forêt dense humide de la zone côtière du « palm belt » au Natal. On peut schématiser en écrivant que ces savanes du « high veld » à courts herbages forment une zone dénudée entre les rémanents des forêts denses humides planitiaires et montagnardes de l'Est et les steppes et savanes boisées kalahariennes de l'Ouest. C'est cette dénudation qui requiert une explication, car biologiquement elle se comprend mal entre une région orientale humide anciennement forestière mais aujourd'hui en grande partie déforestée et une région nord et ouest sèche mais couverte cependant de formations mixtes forestières et graminéennes. Un nouveau problème se présente qui n'est pas sans analogies avec le précédent.

Les phytogéographes de l'Afrique du Sud n'ont pas manqué de proposer des explications à ce cas écologique assez étrange.

Pour certains le tapis herbacé est un climax [Acocks 12, Bayer 13]. L'excès de sécheresse et l'intensité du gel s'opposeraient à la croissance des arbres. L'opinion contraire existe aussi [West 14, Staples 15] selon laquelle ces savanes du « high veld » seraient des formations substituées (fire subclimax) adaptées au climat des hauts plateaux mais résultant de la destruction ancienne de formations ligneuses par les feux. Sous le climat correspondant à ce « high veld », que j'ai nommé autrefois « du Transvaal oriental », (1), l'indice pluviométrique est de 730 à 1 500 mm (moyenne de 10 stations, 967 mm) avec une saison sèche d'une durée de quatre-cinq mois en général. Ce sont dans les régions subtropicales des conditions pluviométriques toujours favorables aux forêts sèches et au moins aux forêts claires et savanes boisées si communes en Afrique australe. Le déficit de saturation est faible et faiblement variable dans l'année, conditions favorables également à des formations forestières. La saison d'hiver comporte au-dessus de 1 000 m d'altitude, deux mois froids à température moyenne inférieure à 10°. Le minimum hivernal coïncide avec la saison sèche. Il semble donc que les gelées qui se produisent doivent avoir une influence atténuée sur la végétation ligneuse qui à cette époque est dormante ou arrêtée. Les sols sont réputés profonds.

Plus à l'Ouest, à moindre altitude, la sécheresse est plus grande, la pluviométrie varie de 450 à 620 mm avec cinq-six mois secs, le déficit de saturation est faible. la température moyenne du mois le plus froid est de 11-12°. Dans l'Est d'Orange les conditions sont encore moins bonnes avec 400-500 mm de pluies en général, un déficit de saturation moyen ou assez fort, et des températures moyennes du mois le plus froid de 4° à 7°5. Le minimum du déficit de saturation et la température la plus froide se manifestent toujours au plus fort de la saison sèche.

Ces conditions climatologiques excluent-elles la présence totale de formations forestières denses ou mixtes? Celà me paraît improbable. N'y a-t-il pas dans le « high veld » vers 1 200-1 500 m d'altitude des arbres le long des cours d'eau permanents, espèces banales telles que *Acacia karroo, Salix capensis, Combretum erythrophyllum*, c'est-à-dire dans les dépressions du relief les plus exposées au froid et aux gelées,

Si en pays subtropical, la végétation peut être très sensible aux gelées qui surviendraient exceptionnellement, il y a dans le monde des exemples de formations ligneuses tropicales montagnardes qui sont adaptées au froid et aux gelées. Il demeure donc pour moi étonnant qu'un climax forestier n'ait pas été primitivement celui du haut veld. Qu'il ait été très instable, et qu'il soit difficilement reconstituable spontanément après destruction, nous le croyons volontiers.

LES STEPPES DES HAUTS PLATEAUX DU CENTRE ET LES SAVANES HERBEUSES DE L'OUEST DE MADAGASCAR

Les conditions climatiques sont meilleures ici que dans le veld austral, cependant on peut observer des paysages graminéens sans arbres sur les hauts plateaux ainsi que des savanes herbeuses ou arbustives dans les pays de l'Ouest, et sur de grandes étendues. Les sols ne sont certainement pas en cause. Dans les hauts plateaux les « tampoketsa », sortes de plateaux couverts de cuirasses ferrugineuses plus ou moins désagrégées qui ne portent que des steppes graminéenes, ont des sols superficiels particulièrement impropres à la végétation ligneuse, mais il n'en a certainement pas toujours été ainsi à en juger d'après des forêts reliques. Les caractéristiques essentielles des écoclimats des hauts plateaux, et des régions basses de l'Ouest sont les suivantes :

	Hauts plateaux	Ouest
Indice pluviométrique	moyen ou élevé 1 300 à 1 850 mm	moyen ou élevé 1 350 à 1 800 mm
Durée de la saison écosèche	5 mois (4-6)	5 mois
Déficit de saturation moyen mensuel	faible et très faiblement variable dans l'année	fort, peu variable
Température moyenne du mois le plus froid	12° à 15°	24° à 25°5

Il est sur le cas écologique de Madagascar plus facile d'avoir une opinion ferme que sur celui du veld austral. En effet qu'il s'agisse des hauts plateaux ou des secteurs occidentaux, on peut y trouver, parfois difficilement, car ils se raréfient, des vestiges des formations forestières anciennes qui ont certainement occupé la totalité du pays.

En altitude il y avait des formations denses montagnardes; dans l'Ouest, des forêts denses sèches semi-décidues. J'ai déjà eu l'occasion d'indiquer qu'elles étaient toutes très instables et qu'un seul défrichement pouvait suffire parfois à les faire disparaître définitivement. La cause de leur disparition constatée sur de grandes étendues, paraît

certaine : l'incendie, allumé par l'homme. Ces formations étaient très vulnérables (36). Le problème ici qui se pose est celui précisément de cette grande instabilité, proche du déséquilibre. On ne peut manquer de se demander si ces formations dont il subsiste aujourd'hui des vestiges, parfois encore importants, sont bien adaptées au milieu actuel, et si elles ne doivent pas être plutôt regardées comme des formations archaïques qui auraient pris naissance sous un paléoclimat différent du climat actuel. Il est également étonnant que lorsqu'clles sont attaquées par l'homme et par l'incendie elles disparaissent intégralement remplacées immédiatement par des steppes et des savanes herbeuses, contrairement aux forêts sèches soudano-zambéziennes par exemple de l'Afrique continentale qui s'adaptent plus ou moins au feu et se transforment en savanes boisées et forêts claires. Par comparaison avec Madagascar, et bien que les milieux soient différents, on peut penser que le « high veld » austral lui aussi fut occupé primitivement par des formations forestières montagnardes, et qu'il fut exposé à une destruction par l'incendie, encore plus brutalement que celles des hauts plateaux malgaches, puisqu'il ne reste, semble-t-il, plus trace de l'ancien revêtement forestier.

DES LLANOS DE L'ORÉNOQUE AUX CAMPOS DU HAUT RIO BRANCO

Nous retrouvons en Amérique du Sud des problèmes écologiques du genre de ceux que nous venons d'exposer pour l'Afrique. Les Llanos de l'Orénoque en posent un, discuté depuis longtemps. Les savanes herbeuses de l'Orénoque s'étendent dans les plaines du bassin de l'Orénoque sur environ 1 000 km de long et sur 300 km de large depuis le delta de l'Orénoque, dans une direction générale N-E, S-W jusqu'au 2° lat. N environ. Leur limite sud peut être approximativement marquée par la rivière Guaviare affluent de l'Orénoque. Elles recouvrent donc des superficies considérables dans les territoires vénézuélien et colombien. Ces grandes plaines dont l'altitude ne dépasse pas 200 m sont dominées au Nord-Ouest par la Cordillière orientale des Andes, au Nord par la Cordillière de Mérida et la Cordillière du Vénézuéla qui les isolent de la mer Caraïbe. Le soulèvement des Andes au dessus des Llanos est excessivement brutal. Le drainage de ces plaines est médiocre, surtout dans le secteur oriental où elles demeurent plus ou moins inondées en saison des pluies. Elles sont depuis longtemps le domaine de choix de l'élevage extensif.

Leur aspect est divers, tantôt celui de grandes plaines purement herbeuses, mais parfois aussi de savanes criblées de boqueteaux de toutes formes et grandeur. Des galeries forestières aux contours irréguliers les sillonnent. Une aussi grande tache de savanes sur les cartes ne pouvait manquer d'intriguer les géographes. Pourquoi ce hiatus entre la forêt guyanaise et l'Hylaea amazonienne d'une part et d'autre part les forêts qui descendent depuis le pied des Andes à leur rencontre sans pouvoir les joindre.

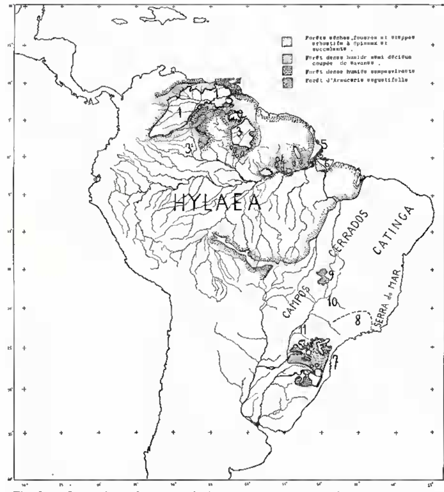


Fig. 8. — Les secteurs de savanes herbeuses aberrantes en Amérique du Sud tropicale : **1**, les llanos de l'Orénoque. — **2**, La Gran Sabana de la Guyane vénézuélienne. — **3**, Les campos du haut Rio Branco. — **3'** Fourrés sur sables blancs du haut Rio Negro. — **4**, Les campos et forêts denses sèches de la basse Amazonie. — **5**, Savanes d'Amapa. — **6**, Savanes inondables de Marajo. — **7**, La forêt d'Araucaria et ses campos. — **8**, Limite des vestiges de conifères (*Araucaria* et *Podocarpus*). — **9**, Forêt de Goias. — **10**, Forêts vallicoles et de plateaux du Paranaïba. — **11**, Forêt du Parana.

Le climat des Llanos apporte une réponse partielle. Il est évidemment impossible écologiquement qu'il permette l'établissement d'une forêt dense humide. La pluviométrie varie de 900 mm à l'Est à 1 300 mm à l'Ouest et probablement plus sur la périphérie; mais surtout la saison sèche est intense et très aride durant quatre mois où le déficit de saturation prend des valeurs fortes ou très fortes. La forêt dense du pied des Andes a d'ailleurs elle même un caractère nettement semi-caducifolié. Les sols, là où ils sont mal drainés, sont également défavorables à une couverture boisée. Cependant si ces conditions du milieu fournissent une explication des Llanos qui semblera satisfaisante au géographe climatologue, le phytogéographe écologiste et botaniste lui ne manquera pas d'être toujours surpris d'une part par le caractère de savane herbeuse ou de savane à boqueteaux des Llanos et également par l'extrême pauvreté de la flore arbustive là où elle se présente dans les savanes. Cette dernière flore constitue même parfois des bandes de savanes arbustives (« chaparrales ») alignées sur des collines de piedmont des Andes formées de bancs épais de sables grossiers ou de gros galets. Elle comprend ces espèces très rustiques qui colonisent toutes les savanes de l'Amérique du Sud, *Brysonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Bowdichia virgilioides*, etc... Cette flore arbustive banale et numériquement très pauvre est incontestablement pour nous l'indice d'une flore secondaire et d'une introduction récente. La savane herbeuse et les « chaparrales » des Llanos, nous les avons trouvés précédemment sous d'autres aspects et évidemment avec d'autres espèces en Afrique équatoriale. Ce ne sont pas des formations climaciques. Certes le climat est médiocre, mais il est au moins équivalent à celui des savanes boisées et forêts claires de la Région soudano-zambézienne de l'Afrique; il est même plus humide, moins aride. D'ailleurs au Vénézuela au climat très aride de la Côte caraïbe correspondent des steppes boisées et des fourrés épineux constitués par une flore originale relativement riche. Donc pour nous les Llanos sont récentes et leur équilibre écologique n'est pas atteint.

D'une façon plus générale nous pensons que les *paysages de savanes à boqueteaux*, qui sont fréquents, sont un autre signe d'une végétation forestière en progression, s'établissant par petites taches sur les terrains qu'elle peut atteindre et qui lui conviennent. Il y a une grande différence d'aspect et du point de vue de l'évolution entre une savane boisée africaine ou américaine (campos cerrados) et une savane à boqueteaux. Les premières sont des formations plus ou moins dégradées dérivées des forêts sèches denses, où colonisant d'anciennes terres forestières défrichées et incendiées, les secondes sont un stade progressif d'une flore de forêt dense humide envahissant une savane herbeuse.

L'impression que j'ai eu en survolant ces régions a confirmé celle que j'avais eu à terre. A partir des massifs de forêt dense probablement caducifoliée qui bordent les grandes savanes, des galeries forestières et des bandes de forêt s'échappent, s'élargissent, se soudent, compartimentent des savanes; la forêt « s'effiloche » sur ses bords et tisse une toile de végétation ligneuse dans la savane voisine.

Les feux de brousse allumés par les éleveurs, retardent évidemment l'installation d'un équilibre. Les défrichements dans certains massifs forestiers accroissent certainement localement l'aire de la savane; faits qui ne sont pas incompatibles avec notre appréciation de la tendance évolutive de la végétation lorsqu'elle est abandonnée à elle-même.

En pleine Guyane vénézuélienne, à l'Ouest des Monts Pakaraïma, et à proximité de la Guyane britannique, les cartes indiquent sous le nom de « La Gran Sabana » une autre tache importante de savanes herbeuses incluses dans la forêt dense guyanaise. Je n'ai aucune information sur ces curieuses savanes de pays montagneux, non plus que sur leur climat qui est vraisemblablement forestier.

Au sud de la « Gran Sabana », au delà de la Sierra Pacaraïma boisée qui fait frontière avec le Brésil, dans le haut bassin du Rio Branco affluent du Rio Negro, s'étend une grande région de plaines et de collines couvertes de campos entre les 5° et 2° Lat. N. Une telle dénudation des paysages est étrange entre la forêt dense humide guyanaise et la forêt amazonienne. J'ai eu l'occasion de visiter cette région et j'ai ailleurs déjà exposé le problème écologique qu'elle soulève (2). Le climat, que j'ai appelé haut-brancosien, est curieusement semi-aride entre les aires climatiques très humides qui l'entourent au nord et au sud. L'indice pluviométrique est cependant assez élevé avec environ 1 500 mm de pluies. La saison demi-sèche règne durant sept mois. Le déficit de saturation est fort pendant huit mois. Ces conditions éliminent sans aucun doute la forêt dense humide sempervirente, mais elles ne semblent pas incompatibles avec des types de forêts sèches denses. Beaucoup de pays tropicaux sont boisés qui connaissent des climats plus arides. Comment donc expliquer la présence de ces grandes savanes en zone équatoriale? Ce sont le plus souvent des savanes herbeuses, avec quelques savanes arbustives, la flore ligneuse étant alors constituée des mêmes espèces que les chaparrales vénézuéliens. Dans le cas du haut rio Branco il y existe un autre élément d'appréciation que nous n'avons pas aperçu dans les Llanos : l'existence de lambeaux de fourrés dans les collines et de petites taches de forêt sèche dense, qui semblent bien être des vestiges de la flore ancienne autochtone. La dénudation serait ici très récente, et les feux en auraient été l'agent de destruction. Les grands campos sont un pays d'élevage extensif, ce qui suggère la raison probable des incendies.

D'autres taches de grands campos sont portées sur les cartes, avec des limites indécises au sud des Guyanes anglaises et hollandaise en territoire brésilien. Je n'ai rien trouvé dans la bibliographie sur ces régions et leur climat.

Constatons donc en résumé l'existence d'une bande discontinue de vastes campos dans le nord de l'Amérique du Sud, depuis le bassin de l'Orénoque jusqu'à l'équateur au sud des Guyanes, et nous pourrions alors faire aussi un rapprochement entre cette présence et celle au nord du fleuve Amazone d'aires étendues de formations forestières sur sables(2): fourrés dits pseudo-catinga du haut rio Negro, du Rio Uaupés, forêts

sèches de Santarem, Monte Alegre, fourrés et forêts sèches du rioBranco, formations d'ailleurs très mal connues, écologiquement, territorialement et floristiquement.

Nous reconnaîtrons ainsi qu'*il y a au nord de l'équateur une sorte de zone d'instabilité biologique qui est pour le moins curieuse, comprise d'une façon schématique entre les Andes à l'ouest, la forêt dense du plateau des Guyanes au nord et l'Hylaea amazonienne au sud. Un équilibre a été rompu par places, faisant apparaître de grands campos aberrants écologiquement.*

LES CAMPOS DU BRÉSIL MÉRIDIONAL

C'est aussi une question qui a été souvent discutée (16, 19) de l'origine des campos des plateaux du Brésil méridional. Ces savanes herbeuses s'ouvrent sur des plateaux ondulés, de 500 m à 900 m d'altitude, dans les États du sud du Brésil, Parana, Santa Catarina et Rio Grande do sul, comme de vastes clairières à l'intérieur de la forêt de pin de Parana *(Araucaria angustifolia)*. En dessous de 500 m, la forêt d'*Araucaria* cède la place à la forêt dense subtropicale du bassin du Parana. La forêt d'*Araucaria* est dans l'État de Parana un curieux mélange de haute futaie d'*Araucaria* dominant des sous-étages de forêt feuillue tropicale. Le problème de son installation s'est posé car l'*Araucaria* espèce héliophile, à graines lourdes ne semble pas se régénérer spontanément dans les sous-bois trop épais de la forêt feuillue sous-jacente. Mais alors comment ces forêts se sont-elles constituées et peuvent-elles se survivre? Le climat est éminemment forestier. La pluviométrie est permanente; il n'y a aucune saison sèche écologique; l'indice pluviométrique varie de 1 300 à 1 900 mm. Le déficit de saturation est très faible. Ce climat subtropical est doux; les températures moyennes peu élevées; aucune moyenne mensuelle n'est au dessus de 23°. La saison automnale-hivernale est assez froide (10° à 15°). Il y a quelques jours de gelées par an; jusqu'à 30 jours dans le sud de Rio Grande do Sul. La forêt d'*Araucaria* se complait particulièrement sous ce climat pluvieux, humide, à été pluvieux tempéré chaud (mois le plus chaud, 20-21°), à saison hivernale assez froide et comportant quelques gelées.

On a pensé, comme toujours, à l'action anthropique pour expliquer la formation des campos. Si les feux de brousse parcourent ces régions d'élevage, pour assurer le renouvellement des pâturages, et si ainsi ils consolident d'année en année l'emprise des herbages en empêchant toute installation de végétaux ligneux, il est douteux qu'ils soient la cause générale de ces campos trop vastes. Les défrichements aussi, en vue précisément d'augmenter la superficie des pâturages, ont été l'origine de la destruction de surfaces considérables de forêt, cause d'autant plus évidente qu'elle est toujours actuelle. Mais les grands campos existaient déjà avant la colonisation européenne. Il faudrait alors mettre les destructions au passif des populations précolombiennes. Culpabilité douteuse, les indiens n'étaient pas de grands défricheurs comme le furent les conquérants blancs. Les mayas firent exception en Amérique centrale, mais en dépit

de leurs destructions de forêt, celle-ci d'un type secondaire revêt aujourd'hui leurs anciennes villes et leurs temples. Ils n'ont pas laissé de campos derrière eux.

Aucune explication écologique satisfaisante n'a été jusqu'à présent apportée aux campos du sud brésilien. On a indiqué que la nappe phréatique était plus profonde sous campos que sous forêt. Mais la pluviosité permanente, ordinairement de l'ordre de 1 700 mm, devrait permettre une humidification convenable du sol quelle que soit la structure de ce dernier. J'ai proposé une autre explication, que nous reprendrons plus loin, car elle rentre dans le cadre général de l'hypothèse que je développerai.

* * *

J'arrête ici mon exposé descriptif et critique sur de grandes régions savanisées de la zone tropicale et subtropicale. Il pourrait probablement s'étendre à d'autres savanes que je n'ai pas eu l'occasion de voir en Afrique et en Amérique, ces continents étant beaucoup trop vastes pour qu'un seul voyageur puisse en prendre toute la connaissance qu'il souhaiterait en acquérir. J'espère cependant avoir réuni un faisceau assez épais de faits semblables qui à mon avis par leur nombre et leurs homologies caractérisent un phénomène général de l'évolution de la végétation et doivent donc relever d'une explication d'ensemble cohérente. Il n'y a pas de doute — si du moins l'on admet le déterminisme écologique — et par comparaison avec d'autres régions actuellement recouvertes de formations stables forestières denses ou mixtes, qui jouissent de milieux analogues, qu'elles ont été antérieurement elles aussi couvertes de formations forestières qui ont disparu récemment, ou qu'elles pourraient l'être, toutes les conditions écologiques requises étant dès à présent satisfaites, et qu'en conséquence la présence de ces vastes savanes est aberrante.

L'état de déséquilibre actuel est rendu plus vraisemblable encore dans certains cas par ce que nous avons dit de la tendance évolutive actuelle de la végétation forestière en progression sur les savanes. Dans d'autres il semble que l'on n'en soit seulement qu'à la fin de la phase de rétrogradation des formations forestières autochtones (Madagascar, haut rio Branco).

Dans tous ces cas les formes actuelles de la végétation des savanes ici en cause sont de simples états de faux équilibre, après la rupture d'un équilibre réel, récente sans doute puisque la Nature n'a pas encore rétabli un ordre conforme aux lois de l'écologie.

Les explications mésologiques et anthropiques que nous avons examinées dans des cas d'espèces ne nous ont pas donné pleinement satisfaction. Nous allons maintenant proposer une explication applicable à tous les cas, découlant d'un phénomène général, que nous n'avons pu trouver ailleurs que dans les plus récentes oscillations paléoclimatiques.

SUR LES CAUSES GÉNÉRALES PALÉOCLIMATIQUES DES AIRES SAVANISÉES A CLIMAX FORESTIER

La savanisation écologiquement aberrante est l'effet direct et prolongé jusqu'aujourd'hui de péjorations paléoclimatiques. Les savanes ont succédé à des forêts denses humides ou sèches. *La substitution de végétation est récente et fut brutale.* On ne peut la concevoir autrement, car si elle était très ancienne et puisque le climat qui y règne aujourd'hui est forestier, compte tenu de la puissance d'invasion de la forêt tropicale quand les conditions du milieu lui sont propices, la « forêt » aurait eu le temps de réoccuper son domaine perdu, à partir des secteurs où elle s'est maintenue et on n'apercevrait plus de régions aberranment savanisées. D'autre part si la régression de la forêt avait été lente, une transformation ménagée d'un type forestier en un autre type forestier écologiquement adapté au nouveau milieu devenu plus aride se serait produite, mais non pas un passage brusque de la « forêt » à la savane herbeuse actuelle. *Il y eut donc à l'origine du changement du couvert végétal, c'est-à-dire du passage de la forêt à la savane, une cause climatique brutale.* Puisque dans la période historique rien ne décèle un tel bouleversement climatique, on ne peut manquer de faire un rapprochement de ces faits d'évolution biologique accélérée avec la dernière phase de la période glaciaire, où le dernier bouleversement climatique intervint il y a moins de vingt mille ans. *Les étonnantes régions absurdement herbeuses de la zone intertropicale seraient l'ultime trace visible aujourd'hui en pays tropical du cataclysme glaciaire.* Nous le pensons. Comme les innombrables lacs des pays nordiques barrés par d'anciennes moraines, les blocs erratiques, les rochers striés, sont la preuve de l'extension ancienne des glaciers dans des pays jouissant aujourd'hui de climats tempérés ou encore froids mais sans glaciers, *les grandes savanes herbeuses tropicales sont une manifestation réelle, bien que non évidente et moins apparente de la même période glaciaire.* Nous ajoutons cependant des précisions ou des conditions à l'évolution survenue à la fin de la période quaternaire ; *elle fut récente et très rapide.* Autrement qu'une évolution que l'on conçoit généralement comme un phénomène se déroulant lentement dans le cours de ces temps où l'on ne compte que par millions d'années, imperceptible à l'homme quaternaire contemporain, il s'est agit de vrais cataclysmes, d'un typhon climatique, qui dans le cours de quelques milliers d'années seulement, mais avant l'aube historique, là où il s'est manifesté dans toute sa puissance a anéanti en certaines régions de moindre résistance biologique la végétation forestière à laquelle les formations herbeuses se substituèrent immédiatement. C'est ce que, croyons-nous, il y a de nouveau dans notre conception.

Puisque le climat de ces grandes aires accidentellement savanisées est aujourd'hui forestier, c'est que depuis le bouleversement il s'est adouci et qu'il est redevenu à peu près au moins ce qu'il était auparavant. Au dessèchement qui fit disparaître des forêts a succédé un climat plus humide qui ne put que favoriser la reprise forestière. Cette réinstallation,

nous avons dit que nous l'observions souvent, là du moins où l'homme ne l'empêche pas en défrichant et en brûlant. La végétation forestière progresse par les rives des cours d'eau, s'allonge en galeries forestières, de là s'installe sur les collines, sur les plateaux riverains où elle s'établit sur les sols les plus frais, ou encore dans des ravins d'érosion plus humides et protégés des feux de brousse. Les tentacules qu'elle lance dans le pays, se rejoignent ensuite isolant des savanes. Celles-ci désormais normalement préservées des feux de brousse, se garnissent petit à petit d'arbustes, de petits arbres, les lianes sortent des lisières intérieures des périmètres forestiers, les herbages se réduisent sous le couvert des cimes, et finalement la forêt recouvre la savane. A l'avant-garde arborescente se détachent autour d'un arbuste pionnier déjà fixé dans la savane, d'autres lianes et arbrisseaux qui forment un cercle compact au centre duquel émerge cet individu qui abrite les premiers semis. Lorsqu'on survole en avion ces zones inhabitées de savanes herbeuses, on aperçoit bien ce réseau de galeries forestières, d'avancées de forêt, de boqueteaux qui forme ses mailles au travers des savanes. J'ai eu nettement cette impression d'une réinstallation de la forêt par progression rampante en survolant les Llanos au pied des Andes ainsi qu'au nord et au sud de la forêt congolaise.

La transgression actuelle est vraisemblablement beaucoup plus lente que ne l'a été le recul; les reconstitutions sont toujours plus lentes que les destructions, c'est vrai des constructions de pierre comme des manifestations biologiques. Au surplus, même là où l'homme ne peut être mis en cause par des défrichements dans la forêt en voie de reconstitution, presque toujours le feu sauvage sévit cependant qui, parcourant annuellement la savane, entrave ou stoppe la poussée colonisatrice de la forêt. Le mouvement de balance me paraît cependant certain dans plusieurs cas et continuant dans un sens positif sous les conditions climatiques présentes. Toutes ces savanes herbeuses seraient appelées à être submergées par la forêt dans quelques dizaines de siècles et peut être moins, si l'homme n'y opposait le défrichement et le feu. Le climax est aujourd'hui forestier dans nombre de ces savanes aberrantes, et la nature y reprendra ses droits, autant qu'il lui sera possible de le faire. *Aujourd'hui le mouvement de progression est inachevé*, ce qui nous donne la possibilité d'observer encore ces étonnants paysages herbeux, restes du récent bouleversement glaciaire.

Pour éviter toute confusion qui pourrait naître, précisons tout de suite que dans ces considérations générales, lorsque nous écrivons, « forêt », « climax forestier », « végétation forestière », nous entendons « forêt » dans le sens très large qui l'oppose à la « savane herbeuse ». Forêt ici n'est pas pris au sens de forêt dense humide, mais englobe toutes les formations forestières, humides ou sèches et même celles qui ressembleraient, aux fourrés, forêts claires, savanes et steppes boisées, bref toutes les formations qui comportent une végétation ligneuse ayant une flore forestière bien caractérisée. A toutes ces formations, la savane exclusivement herbacée et graminéenne, ou presque, oppose son « vide » apparent.

L'impression d'être en présence de traces témoignant de péjorations climatiques récentes, traces visibles dans la répartition actuelle des flores et de la végétation a été partagée par d'autres observateurs en pays tropical. Là où le dessèchement climatique atteignit un paroxysme, le stade régressif de la savane herbeuse fut évidemment dépassé; là où il y avait des forêts a succédé le désert. Aujourd'hui dans ces déserts récents, en quelques stations privilégiées on peut découvrir des vestiges de la végétation ancienne des périodes humides. C'est ainsi que Bruneau de Miré et Quézel (20) à propos de la flore résiduelle du Tibesti au cœur du Sahara, soulignent la désertification « très récente » des axes montagneux sahariens. Insistant sur la soudaineté et la brutalité de la glaciation quaternaire, Furon (17) parle de la « catastrophe » ou du « cataclysme » glaciaire. Le terme est repris par Vachon (18). Elle n'est pas à cet égard un phénomène cyclique qui apparaîtrait lentement et disparaîtrait de même. Elle surgit comme un accident.

L'abandon du Hodh par les populations sédentaires en pays sahélo-saharien (Mali) est daté de quatre mille ans A. C. Le Sahara est un désert très jeune, cela paraît admis aujourd'hui par tous ceux qui ont étudié les restes de son peuplement vivant. Cette désertification ne peut être un phénomène localisé au Sahara, elle n'est qu'un épisode — grandiose certes à l'échelle du territoire — mais tout de même manifestation saharienne d'un changement climatique qui a affecté le Monde entier, plus visiblement sans doute les régions tempérées qui furent couvertes par une calotte glaciaire mais aussi, bien que moins perceptiblement les régions tropicales humides.

Des précisions sont données aujourd'hui sur la date des dernières grandes manifestations de la période glaciaire. Les dates citées sont entre — 10 000 et — 20 000 A. C. A l'échelle des temps géologiques, cela s'est passé hier à l'aube. Très significatives nous paraissent les précisions recueillies dans des études faites par la « Humble Oil Company » (21) sur l'âge de coquillages trouvés dans divers étages alluvionnaires du Mississipi en Louisiane, parce que dans la mesure où elles sont exactes elles prouveraient le caractère brutal et récent de la dernière glaciation, ce qui est conforme à nos vues. Ces fossiles sont les traces nettes des anciens niveaux des eaux océaniques dans le delta du Mississipi. Leur âge a été évalué par la méthode du radio carbone, ou carbone 14, qui permet de mesurer l'ancienneté de toute substance organique fossile ayant moins de trente-cinq mille ans, avec un compteur de radiations atomiques.

On peut ainsi dater les variations du niveau des eaux océaniques depuis les 20 derniers millénaires. Les mers auraient été il y a dix-sept mille ans à 50 m en dessous du niveau actuel. Ce niveau ancien ensuite aurait encore baissé, pour brusquement descendre à la cote — 145 il y a douze mille ans. Le relèvement aurait été encore plus rapide. Il y a onze mille ans environ, le niveau serait revenu à la cote — 50, puis ensuite, plus lentement il se serait rapproché du niveau actuel qu'il aurait atteint il y a quatre mille ans environ. Cette baisse « subite » est évidemment corrélative de la dernière glaciation qui serait survenue brutalement vers

l'an — 13 000. Les glaciations accumulent en effet des quantités considérables de glace autour des pôles surtout lorsqu'il s'agit d'inlandsis coiffant des régions montagneuses, retirant autant d'eau aux océans et faisant ainsi baisser leur niveau.

Retenons ce caractère soudain de la glaciation et de la déglaciation, dans leur phase aiguë, et leur date récente puisqu'elle ne précède que de sept mille ans environ le début de la protohistoire de l'humanité, alors que la période quaternaire a duré selon les auteurs entre six cent mille et un million d'années.

Nous allons maintenant tenter de reconstituer l'histoire de la végétation tropicale en Afrique et en Amérique du Sud, durant cette période du cataclysme, ou du moins de sa phase terminale et brutale, si proche de nous. Nous serons alors amenés à proposer notre explication des savanes écologiquement anormales et d'autres étrangetés de la répartition actuelle des flores et de la végétation tropicales. Un certain nombre d'hypothèses doivent être choisies au préalable. Il importe par exemple d'avoir une idée sur le paléoclimat glaciaire. Les conceptions sont très diverses suivant les auteurs qui sont innombrables à avoir exprimé leurs opinions à ce sujet. Le plus souvent il est admis que la glaciation correspondait à une période de grande humidité. Est classique la succession de périodes pluviales glaciaires et de périodes interglaciaires plus chaudes, parfois même plus chaudes que le climat actuel. Certains ont même écrit que les glaciations ne correspondraient pas nécessairement à une période froide, ou contesté qu'un refroidissement ait été la cause essentielle de la glaciation. VACHON cite des chiffres(18) : la température ne s'est pas élevée de plus de 3° dans les périodes interglaciaires, ni ne s'est abaissée de plus de 5-6° au maximum des glaciations. SIMPSON (1934) a même soutenu que la glaciation était due à un léger réchauffement de la température du globe entraînant l'augmentation de l'évaporation sur les océans, donc un accroissement corrélatif de la pluviosité et une crue des glaciers. Cependant au Quaternaire supérieur on constate d'une façon certaine la présence de nombreux troupeaux de rennes dans le sud-ouest de la France, du bœuf musqué et du mammouth, ce qui témoigne tout de même d'un refroidissement certain. Voilà quelques opinions parmi de nombreuses autres.

Plus rarement on a soutenu que le climat glaciaire était sec et très froid (STEHLIN 1933, BOULE, 1888). C'est encore cette opinion que nous soutiendrons. Pour que l'épaisseur d'une calotte glaciaire s'accroisse il n'est pas indispensable que les précipitations neigeuses soient très abondantes, il suffit que la neige tombant même en quantité relativement faible s'accumule et ne fonde pas en été. Ainsi s'est sans doute constitué l'inlandsis du Groënland où il neige encore peu mais où la neige tient (P.-E. VICTOR).

En se plaçant au point de vue du climat général de la Terre, il n'est pas concevable que le climat glaciaire puisse être à la fois très humide (très pluvieux) et très froid. En effet s'il est froid, l'évaporation et donc les précipitations diminuent. S'il est chaud, l'évaporation et la pluviosité

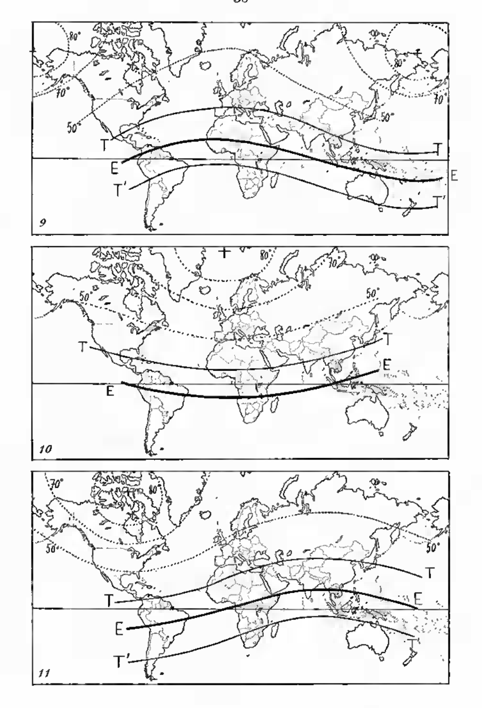
sont grandes, mais il est difficile de croire que ce climat doux sinon chaud soit propice à la génèse d'inlandsis. *Nous croyons que la période de glaciation fut une période froide, aux pluies moins abondantes liées à une évaporation réduite par rapport à des périodes non glaciaires.* A ce climat général plus froid et surtout moins humide, correspondait dans les régions toujours chaudes intertropicales un climat sec, c'est-à-dire, dans ces régions, générateur de sécheresse, d'aridité. *A la période de glaciation correspondait : dans les régions tropicales des climats plus secs, entraînant dans les régions semi-arides une plus grande aridité et même la désertification; dans les régions tropicales humides, une diminution des pluies et une régression des formations végétales humides.*

Cette régression sera accusée plus encore par la diminution de l'effet des moussons. On se souvient du mécanisme de la mousson du Golfe de Guinée en Afrique. Ce grand courant aérien déplace les masses d'air chaud et très humide de la zone équatoriale de l'Océan atlantique dans une direction S-W-N-E vers le centre de l'Afrique où règne une dépression atmosphérique d'origine thermique. Ce courant est permanent, mais il est plus puissant en été où le continent est surchauffé par rapport à l'océan. Il pénètre alors profondément, déversant des pluies dans les régions soudaniennes, et même sahéliennes et sud-sahariennes où l'humidité de la courte saison des pluies que l'on y observe ne peut évidemment provenir de l'évaporation terrestre (1). En hiver (astronomique) au contraire, le centre de l'Afrique est moins chaud, aussi la mousson, si elle souffle encore faiblement sur la Côte de Guinée, ne pénètre plus profondément à l'intérieur, refoulée par ailleurs par le courant contraire desséchant d'Est, Nord-Est, venant des régions sahariennes. Si le climat général de la Terre se refroidit, il est donc vraisemblable que la mousson verra son influence diminuer, et qu'en conséquence plus restreintes seront en superficie les régions qu'elle arrose. Par ce double effet de la perte de puissance des moussons et de la diminution générale d'humidité, les régions tropicales seront donc exposées à une offensive de l'aridité ou de la désertification, selon leur position géographique.

En période de déglaciation ce sont évidemment des effets contraires qui se manifesteront. Pour nous résumer nous admettrons donc qu'en zone intertropicale, la phase de glaciation correspond à un climat plus sec, donc à des périodes de moindre pluviosité ou d'aridité, et qu'à la phase suivante de déglaciation est liée un climat plus humide et pluvieux. C'est aussi l'opinion de Tricart (22).

Nous avons souligné que cet exposé liminaire était relatif au climat général de la Terre. Des augmentations de pluviosité ne sont pas exclues en période de glaciation et d'aridité générale, mais elles sont locales, du fait par exemple de la présence d'inlandsis entraînant des changements dans le régime des vents. Nous admettrons que des vents plus froids issus des inlandsis polaires pourront amener des fortes chutes de pluie dans certaines régions adjacentes, dans le bassin méditerranéen spécialement et pensons-nous aussi dans le Sahara méditerranéen.

Nous sommes maintenant conduits à admettre une autre hypothèse



Source : MNHN, Paris

fondamentale très vraisemblable et fort importante pour la zone intertropicale : *qu'il y ait refroidissement ou réchauffement général de la Terre, les règles de la circulation générale de l'atmosphère ne seront pas sensiblement modifiées.* Le régime des alizés persistera en particulier, l'aire d'influence de ces vents permanents pouvant seulement être modifiée. Nous avons dit plus haut comment l'action des moussons pouvait également être réduite en période de glaciation.

Ces hypothèses étant admises nous pouvons maintenant tenter une esquisse vraisemblable de la paléoclimatologie de la période glaciaire en zone intertropicale et des conséquences qui en découleront logiquemenr pour la répartition des types de végétation tropicale dont nous connaissons les exigences écologiques. Nous nous placerons dans deux cas hypothétiques.

CAS DE L'HYPOTHÈSE DU DÉPLACEMENT RÉEL OU RELATIF DES PÔLES AU QUATERNAIRE

Sur les causes de la ou des périodes glaciaires toutes les théories possibles ont été exprimées, toutes controversables, controversées et finalement non unanimement retenues. Parmi elles un mécanisme mettant en jeu un déplacement du pôle Nord en direction de l'Europe et de l'Amérique du Nord, plaçant sous la calotte glaciaire le nord du Canada, les pays scandinaves et le nord de l'Angleterre expliquerait très bien la formation d'un inlandsis sur le nord de l'Europe et le nord de l'Amérique. Dans le cas d'une position du pôle à 77°5 lat. et 0° long., le parallèle de 70° entourerait le Groënland, toute la Scandinavie, le nord de l'Angleterre et

Fig. 9. — Position hypothétique du pôle Nord tertiaire à 70° lat., 180° lat. E., des parallèles de 80°, 70°, 50°, des tropiques et de l'équateur.
L'Europe occidentale, l'est et le sud des Etats Unis ont un climat subtropical ou tempéré chaud. La forêt équatoriale occupe le sud du Sahara et le Sahel actuels. Dans l'est du Brésil la forêt à conifères s'étend beaucoup plus au nord qu'aujourd'hui.

Fig. 10. — Glaciation européenne. Position hypothétique du pôle Nord à 77°5 lat., 0° long. E., des parallèles de 80°, 70°, 50°, du tropique du Cancer et de l'équateur.
La forêt équatoriale africaine s'est déplacée vers l'Afrique australe, et ne se maintient plus qu'en bastions isolés en Afrique occidentale et centrale : Côte d'Ivoire, Ghana, Cameroun, Gabon. La savanisation et la désertification s'étendent dans toute l'Afrique occidentale et centrale. Humidification au contraire du Sahara septentrional et central. Les hautes montagnes sahariennes sont colonisées par la flore sylvestre méditerranéenne.

Fig. 11. — Glaciation nord américaine. Position hypothétique du pôle Nord à 72° lat., 90° long. E., des parallèles de 80°, 70°, 50°, des tropiques et de l'équateur.
L'Europe occidentale a un climat plus chaud que l'actuel. Désertification du Sahara central et septentrional. En Amérique du Sud migration de la flore équatoriale vers le sud. Destruction partielle des forêts d'Araucaria au Brésil remplacées par des savanes (campos). Formation d'une zone intérieure aride dans le nord de l'Amérique du sud couvrant le Vénézuela et une grande partie du bassin de l'Amazone.

du Danemark (fig. 10). Dans ces conditions, l'inlandsis qui se formerait correspondrait probablement avec celui qui s'est effectivement établi au cours d'une des plus fortes périodes glaciaires. En effet sous le climat polaire actuel les glaciers se forment sur les continents à cette latitude et même, au pôle Sud à une latitude parfois moindre, jusqu'au cercle polaire antarctique (66°5). La pointe sud du Groënland dépasse même le 60° lat. N.

Les hypothèses sur le déplacement des pôles et la dérive des continents qui ont rendu célèbre le nom de WEGENER ont été vivement critiquées. Cependant elles ont conservé leur crédit auprés de certains biologistes et aujourd'hui elles retrouvent la faveur de certains physiciens et géographes à la suite des études sur le paléomagnétisme et les directions des vents aux époques anciennes (23, 24). L'aimantation de certaines roches n'ayant pas changé depuis l'époque de leur formation, l'examen de la direction de leur magnétisation a montré que les distances des continents et leur orientation par rapport au pôle magnétique ont changé. Des cartes ont été publiées qui d'aprés les observations paléomagnétiques effectuées en différentes stations de l'Angleterre, des États-Unis et de l'Australie, figurent la position des pôles magnétiques aux différentes époques géologiques entre le précambien et le miocène. Le pôle nord aurait subi une lente migration — un degré par million d'années — à travers l'Océan Pacifique atteignant au permocarbonifère l'emplacement des côtes actuelles de la Chine du Nord et du Japon. Au Crétacé et à l'Éocène il aurait cheminé sur les côtes nord de la Sibérie orientale, s'approchant au Miocène trés près de sa position actuelle.

WEGENER avait déjà placé le pôle nord de l'époque tertiaire vers le détroit de Behring. Cette position rend parfaitement compte du paléoclimat subtropical qui régnait alors sur la plus grande partie de l'Europe. J'ai indiqué sur la figure 9 pour fixer les idées, une position possible du pôle Nord à l'époque tertiaire (70° lat., 180° long. E.) vers la pointe extrême Est de la Sibérie. Le tropique du Cancer aurait alors traversé le Mexique, la Floride, le sud de la France et le nord de l'Italie. L'équateur aurait coupé le nord de l'Amérique du Sud et le centre du Sahara. C'est dans cette hypothèse que je me suis placé dans une étude antérieure (25) pour expliquer certains faits de distribution des flores tropicales africaines.

Quoiqu'il en soit ces hypothèses sur la migration des pôles depuis le précambrien, remises à jour par l'étude du paléomagnétisme rémanent, sont distinctes de celles qui seraient nécessaires d'admettre si les périodes glaciaires du quaternaire étaient dues à des déplacements réels ou relatifs du pôle, car si dans le premier cas la migration est excessivement lente et semble se faire (24) sur une courbe allant du Pacifique Sud à la Sibérie au travers de la Chine du Nord, dans le second cas il s'agirait de mouvements beaucoup plus rapides, car pour que le parallèle de 70° coupe le nord du Canada et le nord de l'Europe il est nécessaire que le pôle soit déplacé depuis sa position actuelle de 15° de latitude, c'est-à-dire qu'il soit placé vers le 75° de latitude, et ceci dans la durée d'une période glaciaire du quaternaire. Au surplus pour expliquer par la même hypo-

thèse la formation de l'inlandsis de l'Amérique du Nord, qui s'est étendu au-delà des grands lacs, nettement au sud du 50e parallèle actuel, il faudrait que le pôle se soit décalé par rapport à la première position de 40° environ de longitude. Si ces hypothèses étaient fondées il s'ensuivrait par ailleurs que le summum de la glaciation ayant affecté l'Amérique du Nord ne se serait pas manifesté à la même période que celui de l'Europe, il l'aurait précédé. Les glaciations n'auraient pas été simultanées. Le professeur américain Charles Hapgood (26) a soutenu récemment que le climat durant la dernière partie de la période glaciaire (— 10.000 ans) avait changé rapidement et non dans une longue période de temps, et il a expliqué le mécanisme de ce changement brusque par un glissement de la croûte terrestre sur la croûte sous-jacente du globe, plastique et visqueuse, causé par la poussée exercée par la force centrifuge née de l'accumulation considérable excentrée des glaces de la calotte glaciaire antarctique.

Nous examinerons ce qui se serait passé si l'hypothèse de la glaciation effet d'une migration du pôle vers le sud était vraie, d'abord à l'apogée de la glaciation européenne (fig. 10), puis à l'apogée de la glaciation canadienne (fig. 11). Cette hypothèse de travail a l'avantage de permettre de fixer avec précision pour l'esprit les positions correspondantes de l'équateur et des tropiques, facilitant la compréhension des explications qui suivent.

PHASE DE GLACIATION

CONSÉQUENCES EN AFRIQUE D'UN DÉCALAGE DES ZONES CLIMATIQUES VERS LE SUD

Plaçons-nous donc d'abord dans le cas de la figure 10. Le nord de l'Europe est surchargé d'un inlandsis. La position du pôle Nord est supposée être à 77°5 lat. Nord et 0° long. Le tropique du Cancer traverse le nord du Mexique, Cuba et coupe l'Afrique occidentale à peu près à la hauteur du lac Tchad. L'équateur, notablement au sud de la ligne actuelle passe dans le nord du Brésil, son point le plus bas a pour coordonnées : longitude O., latitude 12°5 S. En Afrique australe il joint Benguela en Angola au nord de l'archipel des Comores, passant donc à la limite du Katanga et de la Rhodésie du nord, traversant ensuite le lac Nyasa puis le nord du Mozambique. Il recoupe l'équateur actuel dans l'île de Sumatra.

Migration vers le sud de la forêt équatoriale

Cette migration de 12°5 de latitude au maximum a pour la végétation de l'Afrique une importance considérable. La bande équatoriale de forêt dense humide n'a pu que suivre l'équateur dans sa « descente » vers le sud. Si, comme c'est admissible, elle a la même largeur qu'actuellement, c'est-à-dire si elle s'étend comme aujourd'hui de 4° de latitude au plus de part et d'autre de l'équateur dans le centre de l'Afrique, elle couvre une

grande partie de l'Angola, du haut Katanga et de la Rhodésie du Nord, territoires occupés aujourd'hui par des forêts claires à *Brachystegia*, des savanes boisées, et des steppes boisées dans le sud de l'Angola. Le littoral angolais demeure cependant couvert de savanes et de steppes bien que compris dans la bande équatoriale, en raison de l'influence désertifiante du courant de Benguella qui s'il n'y a plus la force qu'il a actuellement où il se fait sentir climatiquement jusqu'au cap Lopez au Gabon, doit encore faire sentir son action sur la côte dans le sud de l'Angola. Mossamédès demeure un désert maritime avec ses étranges *Welwitschia.*

Il y a dans cette zone qui marquerait l'avance extrême de la forêt équatoriale vers le Sud des vestiges évidents de cette forêt : la forêt de la province de Luanda, les forêts d'Amboine dans l'Angola à flore guinéo-congolaise qui se sont maintenues en montagne, en dépit de précipitations peu importantes mais grâce à une atmosphère humide de brouillards dus aux condensations de l'air humide et frais du courant de Benguela sur le rebord angolais du haut plateau austral. Reliques également les « muulus » des confins katangiens-rhodésiens. Ce sont des petits bois, de quelques hectares au plus chacun, de forêt dense humide ou semi-décidue, constitués d'une flore guinéo-congolaise comprenant de grands arbres au port d'arbres de forêt équatoriale *(Entandrophragma, Chlorophora, Erythrophleum)*, en contraste absolu avec la forêt claire à *Brachystegia* qui est la formation commune du pays. Ces petits bois sont établis sur les sols les plus frais, parfois groupés en archipels d'îlots forestiers. Rongés sur leurs lisières par les feux, quelques-uns dévastés et en voie de destruction, ils apparaissent bien comme des reliques de massifs autrefois beaucoup plus étendus.

La forêt équatoriale de l'époque glaciaire était probablement soudée aux forêts de montagne qui marquent aujourd'hui encore le rebord oriental du plateau austral. Les témoins de son ancienne extension dans la flore et la végétation ne manquent donc pas dans ces pays compris aujourd'hui dans la Région soudano-zambézienne.

L'équateur passant non loin de la pointe nord de Madagascar, la grande île dans son domaine occidental était probablement soumise à des précipitations plus abondantes déterminant un type sempervirent de végétation dans le nord-ouest à la place des formations décidues et des savanes actuelles.

Découpage de la forêt guinéo-congolaise en bastions refuges littoraux et orographiques

La grande forêt accompagnant l'équateur dans sa migration australe a nécessairement laissé derrière elle des savanes et des steppes dans des pays en voie de dessication. *Il est vraisemblable cependant que des massifs sont demeurés à l'intérieur de la bande tropicale sur les montagnes, ainsi qu'à proximité de la mer.*

Comme nous l'avons admis, dans cette période de glaciation maximum l'Afrique occidentale et centrale est entrée dans une période de

dessèchement. La mousson fait sentir une action amoindrie sur les côtes du golfe de Guinée, mais sans doute suffisante pour permettre à la forêt de subsister dans des bastions encore assez arrosés par les pluies. Le grand massif guinéo-congolais qui aujourd'hui s'étend du Libéria au Congo et à l'Ouganda, avec une coupure nette entre le Ghana et la Nigeria (Togo-Dahomey), séparant un massif libéro-ivoréen d'un massif camerouno-gabonais, et de grands golfes de savane pénétrant la forêt, en moyenne Côte-d'Ivoire, sur les plateaux batékés dans l'ex Moyen-Congo français, dans la vallée de la Ngounié au Gabon, dans celle du Niari, ce massif s'est fragmenté en plusieurs morceaux, qui constitueront durant cette période sèche les bastions reliques de la forêt dense humide. Il est facile en accentuant les avancées présentes des savanes vers le cœur de la forêt guinéo-congolaise, en en exagérant la largeur, de comprendre comment s'est fragmentée l'ancienne forêt équatoriale de la fin du quaternaire. Cette idée est logique, puisque ces avancées de savanes correspondent aujourd'hui encore à des lignes de moindre résistance écologique de la forêt, le long desquelles la pluviosité est moindre, la saison sèche plus longue qu'à latitude égale de part et d'autre. Si la sécheresse s'accentue, si les vents desséchants du désert en saison sèche qui sont les agents d'accentuation de la dessication, soufflent plus fort et plus longtemps par ces couloirs de sécheresse, la forêt disparaîtra d'abord le long de ces couloirs et ainsi seront isolés des massifs mieux placés écologiquement pour subsister. Nous pouvons donc les situer approximativement connaissant leur climat actuel.

Il est ainsi vraisemblable que résistèrent à la période de régression des forêts vers le sud, le bastion libéro-ivoréen correspondant à la pointe du cap des Palmes traversée par le fleuve Cavally, et un bastion ivoréen-ghanéen aux confins de la Côte-d'Ivoire et du Ghana dont la pointe extrême-Sud est marquée par le cap des trois Pointes. La Côte-d'Ivoire centrale est alors largement ouverte aux savanes, les masses d'air desséchant de l'harmattan s'y engouffrent en saison sèche. Subsistent peut-être encore sur le littoral des lambeaux de forêt dense dans les creux de vallées. Peut-être aussi sur les montagnes de Man et du Nimba, à l'intérieur, se maintiendront quelques massifs.

Ces bastions sont des refuges pour la flore de forêt dense humide. Sur la côte, ils chevauchent ce qui est alors le 17e parallèle. La présence de forêt tropicale à ces latitudes est normale au bord de la mer. On peut aussi admettre qu'il y a des restes de flore guinéo-congolaise, en basse Casamance vers le 12°5 latitude actuel et même à la presqu'île du Cap Vert, vers le 14° dont quelques traces subsistent jusqu'à nous. En effet, par exemple en Amérique du Sud, au Brésil, la forêt littorale tropicale descend vers le Sud presque jusqu'au 30°. La forêt de la Serra do Mar près de Sao Paulo est sous le tropique du Capricorne. Rien d'étonnant donc qu'en dépit du dessèchement général, des bastions de forêt dense humide sempervirente ou semi-décidue persistent au Libéria, en Côte-d'Ivoire, au Ghana, et plus au Nord encore sur la côte. *C'est de ces bastions que sortiront les éléments de reconstitution de la forêt à la reconquête de son ancienne emprise lorsque surviendra la réhumidification.*

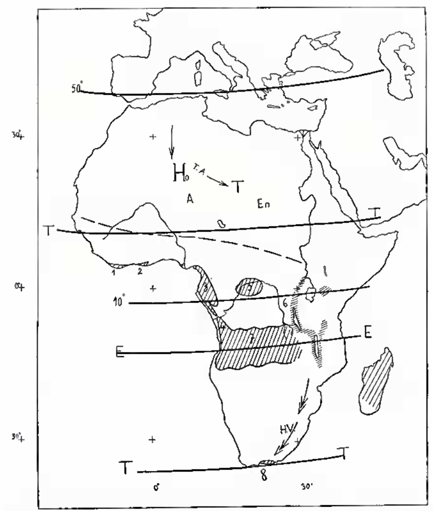


Fig. 12. — Migration de la zone équatoriale dans l'hypothèse de la fig. 10 : **1**, Bastion forestier libéro-ivoréen. — **2**, Bastion forestier ivoréo-ghanéen. — **3**, Bastion forestier camerounogabonais. — **4**, Forêt dense angolane. — **5**, Bastion congolais de forêt marécageuse. — **6**, Forêts montagnardes de l'Afrique orientale. — **7**, Bande forestière équatoriale. — **8**, Forêt tropicale de Knysna. — **Ho**, Hoggar; **T. A.** Tassili des Adjers; **T**; Tibesti; **En**, Ennedi; **A.** Aïr; **H. V.** High Veld; ——— limite extrême Sud du Sahara au summum glaciaire; ↘ migration de la flore sylvestre méditerranéenne vers les montagnes du Sahara central; ↘ migration de la flore afromontagnarde.

A partir du Cap des trois Pointes au Ghana jusqu'au sud de la Nigeria, les savanes se sont ouvertes une large voie. La côte depuis Accra jusqu'à Lomé aujourd'hui encore est remarquablement peu pluvieuse, à tel point que la forêt y cède encore la place à des fourrés, des forêts basses et des savanes herbeuses. Pour les mêmes raisons développées ci-dessus, la forêt s'est maintenue dans le bas Cameroun et en Nigéria autour des hautes montagnes qui jalonnent l'actuelle frontière, mais elle a vraisemblablement été chassée des plateaux du moyen Cameroun où la pluviosité n'est aujourd'hui que d'environ 1 500 mm.

C'est au Gabon qu'il nous semble que la forêt a conservé un domaine assez grand, *non pas dans la région littorale sablonneuse où elle a dû disparaître rapidement* mais sur les massifs montagneux intérieurs, Monts de Cristal au nord de l'Ogooué, Monts de Chaillu au sud de l'Ogooué. Aujourd'hui *c'est dans ces régions que la flore est la plus riche en genres et espèces de tout le massif forestier guinéo-congolais,* parce qu'elle a résisté sur place à la période de dessèchement. Cependant elle a été séparée des forêts marécageuses de la cuvette congolaise. Le golfe aujourd'hui encore savanisé des plateaux batékés qui atteint l'équateur au sud de Ouesso s'est creusé et approfondi, et une profonde coupure savanisée marque alors le bassin de la Sangha.

Dans la cuvette congolaise que n'arrosent plus que difficilement les pluies de mousson, puisqu'elle est maintenant très au nord de la bande équatoriale, c'est la dessication intense. Je pense que la forêt ne s'est maintenue que dans la partie occidentale marécageuse de la cuvette, et à l'Est sur les montagnes qui bordent le fossé tectonique des grands Lacs. De même dans l'Ouganda, au Kenya et au Tanganika la forêt, comme aujourd'hui d'ailleurs, n'existe plus qu'à l'état d'oasis sur les hautes montagnes.

Répercussions de la migration équatorienne en Afrique australe

Dans notre hypothèse l'Afrique du Sud est maintenant entièrement dans la zone intertropicale. Le réchauffement du climat par rapport au climat actuel a vraisemblablement pour effet d'augmenter les précipitations dans les chaînes de montagnes qui marquent la limite orientale du grand plateau austral, Monts Ingangani, Drakenbergen, et donc de *favoriser l'extension des formations forestières afromontagnardes sur ces montagnes et sur les hauts plateaux. Il est ainsi vraisemblable que cette flore montagnarde s'est étalée sur ces hauts plateaux aujourd'hui couverts d'une steppe herbeuse que l'on appelle le haut Veld au Transvaal.* Les conditions climatiques plus chaudes et humides ont de même déterminé une *poussée vers le Sud de la flore afromontagnarde et lui ont permis d'atteindre l'extrémité de l'Afrique.* Ainsi s'expliquerait la présence étonnante de très nombreux éléments afromontagnards tropicaux dans la région de Knysna en Afrique du Sud qui constituent aujourd'hui un îlot subtropical avancé de flore tropicale à l'intérieur de la Région chorologique capienne où la flore est très différente.

La région côtière du S-W africain toujours sous l'influence du couvert froid du Benguela est demeuré désertique, de même le Karroo. Cette permanence de l'état désertique ou subdésertique dans ces régions australes occidentales est une des raisons qui expliquent comment le *spectre biologique de leur végétation soit aussi différent de celui du Sahara qui est un désert jeune soumis en outre depuis le tertiaire à d'incessants bouleversements de climats et de flores.* Nulle part autour du Sahara actuel on ne trouve par exemple des steppes à succulents ou à sous-arbrisseaux nains à port de bruyère du genre de celles du Karroo, ni une végétation semblable à celle des déserts du Namib et du Namaqualand.

Le domaine méridional de la sous-région occidentale de Madagascar toujours abrité de l'alizé de l'Océan indien est également demeuré très aride durant cette période et donc couvert de la même végétation qu'aujourd'hui avec ses fourrés et forêts sèches étranges de plantes épineuses et succulentes.

Conséquences pour les régions sahariennes

Ce décalage général des zones climatiques vers le sud apporte l'explication de la présence de ces curieux témoins d'une flore méditerranéenne ayant pénétré dans une période récente jusqu'au cœur du Sahara, au Hoggar et au Tibesti. Les recherches récentes de palynologie au Hoggar (Quézel 28) ont permis de découvrir des pollens d'espèces arborescentes appartenant toutes à des lignées méditerranéennes de l'Algérie tellienne : pin d'Alep, cèdre de l'Atlas, Thuya de Berbérie, Cyprès de Duprez, Genévriers, Chênes, en particulier Chêne vert, aulne, micocoulier, divers érables, lentisque, bruyère arborescente, frêne dimorphe, olivier et jujubier. Dans des paléosols du Hoggar on a même reconnu des pollens de Tilleul et de Noyer. La présence ancienne du Tilleul aujourd'hui disparu de l'Afrique avait par ailleurs été reconnue en 1892 par Loret en étudiant la flore pharaonique à travers les inscriptions hiéroglyphiques (Boureau). Cette existence du Tilleul au Sahara quaternaire est donc confirmée. Dans des sédiments datés du Moustéro-atérien saharien par les industries préhistoriques en place, vers dix mille ans A. C., on a trouvé une flore riche en éléments caducifoliés, chênes, érables, tilleuls, aulnes (28).

Des études palynologiques de diatomites du Borkou, dans l'horizon le plus superficiel de sédiments de l'ancienne zone lacustre quaternaire de la dépression du Borkou, à plus de 300 km au sud du Tibesti, à basse altitude ici (180-350 m) ont révélé (Quézel et Martinez, 27) l'existence étonnante à cette basse latitude de *Juniperus*, *Callitris*, *Cupressus*, *Cedrus*, *Pinus*, *halenpensis*, *Quercus* cf. *ilex* ou *coccifera*, *Olea europea*, mélangés à des espèces sabéliennes tropicales, telles que des *Acacia Seyal* et *Raddiana* A ces basses latitudes et altitudes les flores méditerranéenne et tropicale se trouvaient alors en contact.

D'autres analyses palynologiques au nord du Tibesti (Mossei) par Bouvet vers 800 m d'altitude dans des débris de remplissage d'un abri sous roche, très riches en débris charbonneux provenant surtout de bois

de pins et de genevriers, avec des restes d'industries néolithiques, indiquent une prépondérance de graminées (60 %) et d'*Acacia flava* (35°) sans aucun élément méditerranéen. La flore saharo-sahélienne dominait donc à cette époque; la steppe à épineux *(Acacia)* remplaçait la flore méditerranéenne, mais les habitants devaient encore trouver des bois morts pour faire leur feu, ou quelques arbres vestiges des anciennes forêts de conifères. Quézel et Martinez (27) interprètent ce remplacement brutal au Tibesti de la flore méditerranéenne par la flore sahélienne au néolithique comme la conséquence « d'une variation importante *et soudaine* des conditions climatiques ». *Nous retrouvons ici notre impression du changement climatique brutal qui s'est produit au quaternaire récent, ayant causé des destructions et des migrations de flores.* Quézel estime qu'en quatre mille ans, la région chorologique méditerranéenne a reculé de plus de 1 500 km dans les zones montagneuses du Sahara. Pour lui l'invasion du Sahara septentrional par la flore forestière méditerranéenne de conifères et d'éléments caducifoliés se serait produite entre dix mille et six mille années A. C.

Il y a aujourd'hui encore de nombreuses reliques de la flore méditerranéenne qui ont trouvé refuge sur les hautes montagnes du Sahara central. Des espèces de souche méditerranéenne, olivier, myrte, pistachier de l'Atlas, Cyprès, Armoises, au dessus de 2 000 m au Hoggar dominent encore dans le paysage végétal.

La proximité de l'inlandsis européen ou le décalage climatique consécutif au déplacement du pôle N., ou les deux, expliquent très bien cette humidification du nord du Sahara.

La pluviosité a donc augmenté dans le Sahara septentrional et central et surtout sur les hautes montagnes du Sahara central. Cette période fut ainsi favorable à des contacts entre les avancées sahariennes de la flore méditerranéenne et la flore tropicale afromontagnarde de l'Afrique orientale par l'Ethiopie, le Darfour (Mts Marra 3 000 m), l'Ennedi (1 430 m) et le Tibesti. Peut être peut-on expliquer ainsi l'aire de l'*Erica arborea* L., la bruyère arborescente qui aujourd'hui a une aire méditerranéenne disjointe d'une aire éthopienne et d'une aire en Afrique orientale, séparée par le Sahara, dans lequel les stations des pollens subfossiles trouvés au Hoggar et au Tibesti jalonnent la branche saharienne de l'aire quaternaire qui reliait les actuelles aires disjointes.

CONSÉQUENCES EN AMÉRIQUE DU SUD D'UN DÉCALAGE DES ZONES CLIMATIQUES VERS LE SUD

Demeurant toujours dans l'hypothèse de la figure 10, il reste à examiner quelles purent être les conséquences au quaternaire de la formation d'un inlandsis sur l'Europe septentrionale consécutive au déplacement du pôle vers le 77°5 lat. N. 0° long. L'équateur et la bande de forêt dense humide qui lui est liée traversait alors l'Amérique du Sud de la République de l'Équateur au Nord-Est du Brésil. Dans le centre du Brésil l'Hylaea occupait donc son emplacement actuel, toutefois avec une

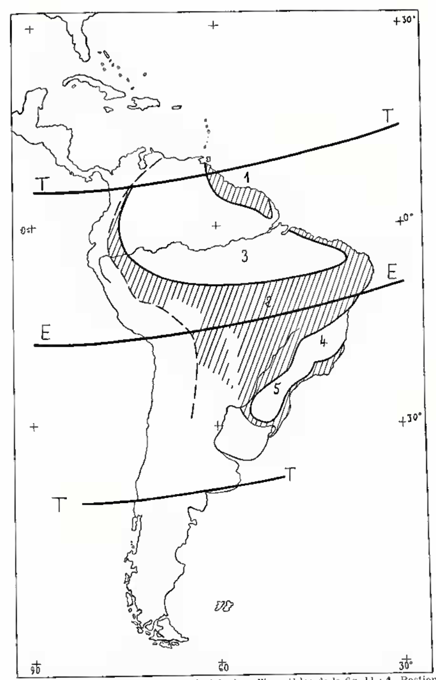


Fig. 13. — Migration de la zone équatoriale dans l'hypothèse de la fig. 11 · **1**, Bastion guyanais. — **2**, Bande forestière équatoriale. — **3**, Zone aride de savanes, de forêts sèches, et de catinga. — **4**, Savanes boisées (campos serrados) et forêts sèches. — **5**, Zone de l'Aracauria en cours de réduction et de savanisation (campos). — – – – — Limite des Andes.

extension vers le sud plus grande qu'aujourd'hui où ses limites atteignent le 14e parallèle sud. Il y a une différence importante entre la répartition de la forêt équatoriale en Afrique et au Brésil. Si dans ce premier continent la bande équatoriale est comprise sensiblement entre les parallèles de 4°, de part et d'autre de l'Équateur, il n'en est pas de même au Brésil où la distribution de l'Hylaea au nord et au sud de l'équateur est dissymétrique. En Colombie amazonienne ses lisières se placent vers les 3°-4° parallèle Nord; au Vénézuela elles s'élèvent jusque vers les 7e-8e parallèles; tandis qu'au sud, au Matto Grosso, elles sinuent vers le 14e parallèle. J'ai donné antérieurement une explication de cette dissymétrie (2). L'équateur au centre du Brésil, dans le cas où nous sommes placés, étant décalé d'environ 8°, on peut admettre que la forêt équatoriale s'étendait dans le bassin du Parana dans l'État de Sao Paulo où elle se reliait à la forêt atlantique. Le massif de Goias, les forêts actuelles ripicoles et de plateaux du haut bassin du Paranaïba (37) sont les vestiges de l'ancienne progression vers le sud de l'Hylaea, mais aujourd'hui l'Hylaea proprement dite est séparée de la forêt atlantique par des campos cerrados (savanes boisées). Cette forêt atlantique de l'Est du Brésil, dite la Serra do Mar, due aux conflits des alizés du Sud-Atlantique et des vents froids venant du Sud s'étend en une bande plus ou moins large et plus ou moins déchiquetée depuis le nord-est du pays jusque dans l'État brésilien méridional de Rio Grande do Sul. Elle est vraisemblablement toujours demeurée en place, étant fille de l'Océan. Les savanes boisées (campos cerrados) du Brésil central qui couvrent aujourd'hui des étendues considérables dans les États du Brésil central, devaient avoir une aire plus restreinte comprise entre les deux aires forestières agrandies de l'Hylaea au Nord et à l'Ouest, et de la Serra do Mar à l'Est et au Sud.

Toujours en raison du décalage vers le sud des aires climatiques, le Brésil méridional était plus chaud qu'aujourd'hui, le Tropique du Capricorne devait traverser l'État de Rio Grande do Sul. *Ces conditions étaient devenues peu favorables au maintien des forêts de conifères (Araucaria et Podocarpus) qui couvraient plateaux et montagnes à l'intérieur du pays.* Elles disparurent ne laissant que ces vestiges que l'on voit actuellement encore dans les États de Minas Geraes (Romariz D. de A., 35) et de Sao Paulo. Elles ne se maintinrent qu'au sud dans les montagnes de Santa Catarina et de Rio Grande do Sul. *Là où elles disparurent elles firent place aux actuelles savanes (campos) herbeuses qui sont si typiques dans les États du Sud du Brésil.* Telle pourrait être l'origine mystérieuse et si discutée de ces campos des États brésiliens méridionaux.

Les régions du nord du continent toujours situées à l'intérieur de la zone intertropicale étaient abondamment, comme aujourd'hui, arrosées par les pluies de l'alizé nord-atlantique *dans les secteurs maritimes.* La forêt guyanaise est donc restée en place. Il est probable que la bande équatoriale s'étant éloignée, la zone plus ou moins sèche comprise entre la forêt des Guyanes et l'Hylaea amazonienne sur laquelle nous avons attiré l'attention, marquée aujourd'hui par une succession de types de végétation plus ou moins xérophytiques allant des Llanos (savanes à boque-

teaux) du Vénézuéla, aux savanes d'Amapa et aux catingas du Piauhy et du Ceara, par les pseudos catingas du haut rio Negro, les campos du haut rio Branco, les campos et forêts sèches du moyen Amazone, cette *zone était plus sèche et qu'ainsi il est vraisemblable qu'une sorte de continuité existait entre ces aires semi-arides, séparant la forêt du plateau Guyanais de l'Hylaea du Brésil central, laissant dans une certaine mesure la cuvelle du moyen Amazone plus ou moins déforestée.*

La côte nord du Brésil entre l'estuaire de l'Amazone et Natal placée dans la même situation que les côtes de Guyane aujourd'hui devait être boisée, même entre Sao Luis de Maranhao et Natal à la place de la catinga actuelle. Ces variations climatiques et leurs conséquences sur la végétation se sont encore accusées au cours de la glaciation canadienne (fig. 11 et 13).

CONSÉQUENCES EN ASIE DU SUD-EST, INDO-MALAISIE ET AUSTRALIE

La position du pôle de la période glaciaire tel que nous l'avons fixée hypothétiquement est telle que les déplacements de l'équateur et des tropiques sont maxima en Afrique (fig. 10) et en Amérique du Sud (fig. 11). *L'Indo-malaisie au contraire demeure dans la zone équatoriale, ou elle s'en écarte peu.* Il en résulte que les changements climatiques et ceux de la végétation n'ont pas eu l'ampleur de ceux que l'on peut admettre pour l'Hémisphère occidental. La forêt dense équatoriale depuis le Tertiaire jusqu'à maintenant a couvert les îles indomalaises et la Nouvelle Guinée.

L'Australie ne paraît pas avoir subi non plus de grandes vicissitudes climatiques durant le quaternaire. Notre étude cependant ne comprend ni l'Asie, ni l'Australie.

PHASE DE DÉGLACIATION
DÉPLACEMENT DU POLE JUSQU'A SA POSITION ACTUELLE

Cette période a été peut-être encore plus courte et soudaine que la précédente. Le pôle vient alors occuper la position qu'il a aujourd'hui, la végétation et la flore suivent, *mais avec un certain retard.* Des reliques s'accrochent là où les conditions de milieu permettent encore cette survivance. Période de déglaciation, de réchauffement en Europe, dans la moitié nord de l'Afrique et au nord de l'Amérique du Sud. Ce moment où l'équateur revenu vers le nord se rapproche et atteint sa position présente, appartient aux temps protohistoriques. Donc c'est celui qui devrait laisser les traces les plus visibles dans la végétation. C'est en effet ce que nous constaterons.

CONSÉQUENCES EN AFRIQUE AU SUD DE L'ÉQUATEUR DU REPLI ÉQUATORIEN

L'équateur abandonne sa position extrême-sud en Afrique australe. La forêt dense humide suit en principe, laissant comme traces de sa courte installation, comme nous l'avons écrit déjà plus haut les forêts

denses des montagnes de l'Angola et des muulus au Katanga. La régression est rapide comme soudainement le climat est devenu demi-aride. Lorsque la forêt équatoriale après son repli s'est à peu près stabilisée sur ses emplacements actuels depuis le Gabon jusqu'à l'Ouganda, *elle laisse au sud entre ses nouvelles lisières qui se forment et les positions qu'elle occupait lors de son avance extrême sud, sur plusieurs degrés de latitude de vastes régions envahies par les graminées. Alors la flore forestière semi-xérophytique, celle des actuelles forêts sèches, forêts claires et savanes boisées soudano-zambézienne bien typifiée par le genre Brachystegia, repliée vers le sud, progresse en direction du nord dans toutes les régions nouvellement savanisées.* Elle s'y installe. *Sa progression est toutefois moins rapide que le recul de la forêt dense humide. C'est pourquoi il subsiste entre les lisières sud actuelles de celle-ci et les forêts claires de Brachystegia si caractéristiques de l'Angola, du Katanga, et de la N. Rhodesia ces très vastes étendues de savanes herbeuses ou médiocrement boisées dont nous avons signalé l'étonnant hiatus biologique.* La forêt claire à *Brachystegia* angolo-rhodésienne progresse toujours de nos jours vers le nord, à travers ces savanes herbeuses, comme l'a constaté Duvigneaud, et *elle n'a pas encore établi le contact avec la forêt équatoriale. Celle-ci d'ailleurs a marqué elle aussi un retard sur le changement climatique.* C'est pourquoi vers la périphérie méridionale actuelle, où les conditions climatiques sont moins bonnes que sous l'équateur lui-même, *elle n'a pas encore fixé ses limites définitives, celles que lui accorderaient les conditions du milieu. Elle progresse lentement elle aussi*, à la rencontre des forêts claires katangiennes. La zone intermédiaire des savanes herbeuses, où se disputeront plus tard forêt dense humide, forêt claire et savanes boisées a cependant été immédiatement envahie par places par cette flore arbustive colonisatrice très banale, et très pauvre, où se signalent quelques espèces très envahissantes d'*Hymenocardia*, *Annona*, *Bridelia*, etc..., flore secondaire si pauvre que son origine récente nous paraît évidente.

La forêt dense humide à partir des bastions gabonais, peut-être aussi mayombéens et congolais central, s'est donc maintenant à nouveau étalée le long de l'équateur dans des régions qui n'étaient plus que savanes et steppes, herbeuses ou boisées. Sa progression a été plus ou moins lente selon la nature du sol et le climat local. *La reconquête est loin d'être terminée;* par exemple dans la zone maritime du Gabon à cause de la saison sèche assez longue (trois mois) et des sols sablonneux, d'où le paysage des « plaines du Gabon » que nous avons décrit précédemment, où alternent bois et savanes. *La forêt nouvelle est une forêt à Okoumé et Ozouga (Aucoumea* et *Sacoglottis)*, caractérisée par ces deux espèces de lumière colonisatrices, forêt dont la composition est nettement différente de la forêt gabonaise de l'intérieur; celle-ci a une flore beaucoup plus riche en raison de son ancienneté et de la permanence de son installation dans le refuge gabonais. Plus au sud, *la forêt n'a pas encore réoccupé les plaines du Niari et de la Ngounié, à cause du climat moins favorable; elle ne s'est pas réinstallée sur les plateaux batékés, gênée par les sols sableux et la présence d'une saison sèche.* D'où ces golfes de savanes équatoriales dont nous avons

signalé l'existence aberrante. Ainsi par cette migration de l'équateur et de la forêt équatoriale, toutes les anomalies de la végétation en Afrique équatoriale trouvent leur explication. L'écologie n'est pas en défaut, mais les adaptations de la végétation à un milieu nouveau étant relativement lentes, *il y a eu un déphasage entre les changements climatiques et l'installation des nouveaux types climaciques.* Telle est l'explication que nous proposons.

CONSÉQUENCES EN AFRIQUE OCCIDENTALE

La savane boisée soudanaise dans la période précédente était parvenue jusqu'à la mer sur la Côte occidentale d'Afrique en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Togo-Dahomey, à l'exception de quelques bastions où la flore forestière s'était réfugiée, dans certains secteurs maritimes et montagnards. Le renversement de la situation climatique, amène évidemment une reconquête par la forêt, les essences les plus héliophiles étant à l'avant garde de la réinstallation, la *progression étant cependant retardée sur les sols sablonneux et d'une façon générale dans les régions occupées par l'homme néolithique* où comme aujourd'hui les feux de brousse devaient ravager les savanes. De sorte que aujourd'hui la *forêt n'a pas encore pu s'établir sur tous les terrains où le climax est redevenu forestier.*

Les conséquences de cette extension récente freinée sont en Côte d'Ivoire les suivantes. Dans la bande littorale de grès ferrugineux tertiaires qui s'étend de l'embouchure au fleuve Sassandra au Cap des trois Pointes à la frontière du Ghana, le sol sablonneux a gêné la reprise de possession par la forêt. *C'est l'origine de ces savanes littorales aberrantes de la région des lagunes en Côte d'Ivoire.* La forêt durant la période d'aridité s'était probablement maintenue dans les ravins d'érosion (forêt à *Turreanthus africana*), elle s'est répandue de là sur les plateaux mais incomplètement. Il n'y a pas de témoins certains d'une ancienne flore soudanienne dans ces savanes, à l'exception du palmier rônier *(Borassus)*. Peut-être est-ce le signe que la savane boisée soudanienne de l'intérieur n'a pas progressé jusqu'à la côte. Je pense plutôt que les espèces de savane si elles sont arrivées jusque là n'ont pas pu s'y maintenir lorsque le climat est redevenu forestier, à l'exception du rônier; les espèces de régions arides dégénèrent lorsque le climat devient humide en permanence. La forêt aujourd'hui pourrait envahir ces savanes. De nombreux faits d'observation le prouvent. Cependant les défrichements en lisière pour la culture, ceux des boqueteaux isolés dans la savane, aboutissant à la formation de la palmeraie littorale à *Elaeis guineensis*, montrent que l'occupation humaine change complètement les données du problème écologique posé ici. Tendance forestière progressive et défrichements s'opposant ont des résultantes localement très variables.

Vers la périphérie septentrionale de la forêt, la progression a été plus grande à l'est et à l'ouest de la Côte d'Ivoire, *moindre dans le secteur central sablonneux, d'où la formation de ce curieux V dessiné par la limite de la forêt,* V de savanes encore creusé et consolidé par l'occupation

humaine qui a contribué largement à enfoncer et à élargir ce coin dans la zone forestière.

Notre hypothèse explique également d'autres faits de distribution floristique. D'abord *la flore forestière de l'ensemble Côte d'Ivoire-Ghana est très nettement moins riche en nombre de genres et d'espèces que la flore gabonaise par exemple.* C'est l'*effet de cette contraction excessive de la forêt sur la côte occidentale d'Afrique* lors de l'éloignement de l'équateur, tandis que la forêt gabonaise, demeurée plus proche de l'équateur a pu se conserver dans une aire plus vaste, soumise à une aridité moindre et pendant une période plus courte.

Il faut noter aussi que les aires réoccupées par la forêt en Côte d'Ivoire et au Ghana le sont par une flore qui est assez différente par ses espèces caractéristiques de la flore des anciens bastions. La première est celle de la forêt que nous appelons aujourd'hui « forêt dense humide semi-décidue à malvales et ulmacées »; la seconde est celle que nous appelons « forêt dense humide sempervirente à légumineuses ». Sans doute ces deux formations sont-elles liées écologiquement aux conditions climatiques différentes qui règnent aujourd'hui dans leurs aires, mais il me paraît qu'il *y a aussi dans la répartition actuelle des espèces des anomalies qui se conçoivent sans peine si l'on met en cause les aires résiduelles de ces espèces dans la période paléoclimatique aride* ayant précédé la phase d'expansion, à partir desquelles les aires actuelles ont été occupées.

D'autres faits de distribution floristique, inexplicables écologiquement, deviennent compréhensibles avec l'hypothèse des successives contraction et dilatation des aires de forêt dense humide.

D'abord en Côte d'Ivoire la présence d'espèces dans la forêt de l'Ouest que l'on ne trouve pas dans la forêt de l'Est, et inversement. Toutes se rencontrent cependant en taches isolées, au Ghana, au Cameroun ou dans l'Oubangui Chari, toutes leurs aires étant séparées les unes des autres parfois par de grandes distances donnant bien l'impression qu'il *s'agit d'aires anciennes probablement continues puis disloquées, au cours des périodes des brusques oscillations climatiques* dont nous tentons de montrer ici la vraisemblance. J'ai donné dans les publications précédentes des exemples de ces fragmentations d'aires inexplicables dans les conditions écologiques du présent (32; 33).

Ce que nous venons de dire pour la flore forestière de la Côte d'Ivoire est valable pour la flore forestière du Ghana voisin. Mais ici il y a un fait nouveau. La forêt actuelle s'arrête devant les plaines d'un grand fleuve, la Volta. A l'est du fleuve elle ne se retrouve qu'en massifs isolés sur les régions montagneuses de la frontière Ghana-Togo. Par une très large ouverture dans ce bassin de la Volta la savane soudanaise perce donc jusqu'à la mer. Au surplus la côte du Ghana à l'Est du Cap des trois Pointes, sur une bande étroite est couverte non de forêt coupée de savanes comme en Côte d'Ivoire, mais de fourrés et de savanes à boqueteaux ou de savanes à termitières buissonnantes. Cette côte est remarquablement peu arrosée par les pluies. Elle est soumise à un climat du type structural Guinéen-forestier où la pluviosité serait très diminuée, l'humidité demeurant élevée

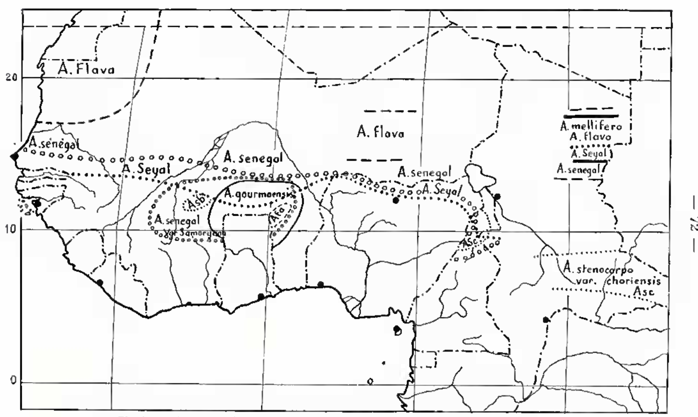


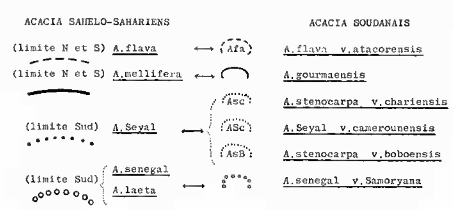
Fig. 14. — Acacias sahélo-sahariens et formes affines soudanaises en Afrique occidentale.

et le déficit de saturation très faible. Les conditions écologiques ne sont donc pas favorables à la forêt dense humide et la présence de formes particulières de végétation s'explique. Il n'en est pas partout de même dans le bassin inférieur savanisé du fleuve Volta. Le climat y est assez médiocre pour la forêt dense humide, mais il n'interdit pas à celle-ci de s'installer en certains secteurs. Sans doute il faut voir dans cette « avancée » de la savane soudanaise encore une conséquence à retardement de la dernière période d'aridité du rythme glaciaire.

CONSÉQUENCES AU SOUDAN ET AU SAHARA

La période de désertification précédente a fait progresser le Sahara méridional vers le sud, alors qu'au contraire le Sahara septentrional jusqu'aux montagnes du Sahara central était envahi par la végétation sylvestre méditerranéenne. Sans doute l'hydrographie de l'actuel Sahara méridional permettait-elle une certaine occupation humaine et des communications transsahariennes plus faciles qu'aujourd'hui, puisque vraisemblablement les oueds sahariens dirigés vers le sud écoulaient partie des eaux de ruissellement relativement abondantes du Hoggar et du Tibesti. Le vrai désert saharien devait alors occuper l'actuelle zone sahélienne. Les dunes et les manteaux de sables qui y sont fixés aujourd'hui devaient être des ergs sahariens, au Ferlo sénégalais, dans le nord de la Nigeria; le fleuve Niger et le lac Tchad étaient à sec. La zone soudanaise devait se réduire à une bande assez étroite sur le Golfe de Guinée, profitant d'une mousson atténuée. L'Oubangui-Chari devait être à l'état de semi-désert. La réhumidification qui a suivi par le sud a établi le nouvel ordre de fait qui existe aujourd'hui.

Il est resté des séquelles floristiques de l'ancienne poussée d'aridité; des espèces d'Acacia se sont maintenues en zone soudanienne, qui ne sont que des variétés écologiques, des espèces écophyllétiques dérivées des espèces sahélo-sahariennes dont les aires sont aujourd'hui nettement plus septentrionales et disjointes des aires des variétés soudaniennes. C'est ainsi que l'*A. Samoryana*



de la Haute Volta soudanaise est une variété de l'*Acacia senegal*, le gommier sahélien. *L'Acacia flava* saharien a une variété *atacorensis* dans les Mts Atacora de la zone soudanaise du haut Togo-Dahomey. *Acacia Seyal*, le typique arbrisseau sahélien à fût ou rouge ou vert tendre a de nombreuses variétés en pays soudanais : var. *chariensis* dans l'Oubangui, var. *boboensis* en Haute Volta, var. *camerounensis* dans le haut Cameroun. *A. mellifera* de l'Ennedi a une lointaine espèce vicariante en Haute Volta soudanaise, *A. gourmaensis*

Il subsiste aussi, preuve évidente de l'ancienne désertification les dunes mortes de l'actuelle zone sahélienne. L'occupation humaine de la zone soudanaise a évidemment apporté des perturbations considérables dans la végétation et la flore, aussi rarement le climax initial d'avant la glaciation a été reconstitué. Au lieu de forêts sèches on ne voit que savanes boisées, savanes arbustives et forêts claires, toutes plus ou moins dégradées. Dans le Sahara central septentrional au contraire, le désert s'est réinstallé. Les hautes montagnes du Hoggar et du Tibesti ont servi de refuge à quelques espèces méditerranéennes.

CONSÉQUENCES EN AMÉRIQUE DU SUD

Le nord de l'Amérique du Sud se réchauffe, la pluviosité augmente, l'Hylaea amazonienne prend sa position actuelle. La zone des savanes qui s'était largement dilatée entre les Guyanes et l'Amazone se réduit à ce qu'elle est : des secteurs isolés de campos. Le nord-est du Brésil après la courte période de passage de la bande équatoriale est soumis au régime aride qu'il connait actuellement. Cependant la forêt humide laisse derrière elle des éléments d'une flore sempervirente sur le relief dont quelques traces subsistent aujourd'hui (remarquablement le palmier babassu, *Orbignya Martiana*, qui est une relique de cette époque dans ses stations extrême Est à la limite du Piaui et du Ceara) (2).

En Amazonie occidentale, les changements ne semblent pas être importants. L'Amazonie péruvienne en effet est restée dans l'aire de l'Hylaea en raison du faible déplacement de l'équateur à cette longitude. C'est dans l'Est du Brésil que de grands bouleversements se manifestent. Forêts sèches, savanes boisées (campos cerrados) et catinga (steppes boisées) suivent la régression de la forêt dense humide et élargissent leur domaine. Des rémanents de forêt dense subsistent cependant sur les sols riches et frais, c'est alors que les forêts du plateau du haut Paranaïba (37) sont détachées de l'Hylaea glissant vers le nord.

Les changements dans le sud du Brésil sont plus sensibles. La forêt d'*Araucaria* avait disparu d'une partie de son aire, sauf dans les États les plus méridionaux de Santa Catarina et de Rio Grande do Sul, succombant à la diminution de pluviosité dûe à la migration de la zone tropicale sèche vers le sud. L'établissement du climat actuel plus humide et plus frais amène le retour de l'*Araucaria* qui actuellement tend à coloniser à nouveau les campos herbeux; mais sa progression est lente sur le plateau méridional brésilien, d'autant plus que l'espèce étant à graine lourde, elle ne se fait que de proche en proche, contrairement à la dispersion par le

vent de tous les conifères à graines ailées légères. De larges enclaves de campos herbeux subsistent donc. La forêt tropicale du Parana elle aussi est favorisée par l'humidification du climat; elle se développe librement à une altitude inférieure à 500 m; à plus haute altitude elle est en concurrence avec la forêt à *Araucaria*. *C'est cette progression simultanée et concurrente sur les mêmes sols de la forêt d'Araucaria et de la forêt tropicale, qui conduit à ces forêts mixtes de l'Etat de Parana, où une haute futaie pionnière d'Araucaria domine des étages inférieurs d'une végétation tropicale dense qui rend difficile la régénération des Araucaria.*

CAS DE L'HYPOTHÈSE DES PULSATIONS CLIMATIQUES

Comme la précédente elle a ses théoriciens et l'avantage de ne heurter ni la mécanique rationnelle peu encline à admettre la théorie du basculement de l'axe de rotation terrestre, ni les partisans de la fixité de la croûte terrestre. Pour certains tenants de l'hypothèse des pulsations climatiqeus la température moyenne de laTerre était autrefois, durant de longues périodes, d'environ 22°. Elle s'abaisserait pendant les périodes glaciaires jusqu'à 5°. Nous sommes entrés depuis un million d'années dans une de ces périodes glaciaires, la glaciation quaternaire. Elle est entrecoupée de périodes interglaciaires plus chaudes, comme celle où nous vivons et où depuis la fin de la dernière glaciation la température moyenne serait remontée de 8° à 15°. Sur la cause de ces apparitions brusques de glaciations les théories ne manquent pas : passage au travers de zones spatiales riches en poussières cosmiques interceptant le flux solaire calorifique et lumineux et abaissant la température terrestre; poussières volcaniques dans les couches supérieures de l'atmosphère formant écran vis à vis du rayonnement solaire consécutives à une période d'intenses éruptions volcaniques; variations cycliques dans l'activité thermonucléaire du soleil amenant des variations dans le rayonnement solaire. Beaucoup de théories ingénieuses ont été échafaudées.

La paléoclimatologie ne me semble cependant pas toujours d'accord avec ces théories des pulsations climatiques. Il est connu que les régions polaires ont été à certaines époques géologiques couvertes de forêts exubérantes qui ont laissé des dépôts de charbon, et que des régions équatoriales furent recouvertes de glaciers dont témoignent les traces d'érosion glaciaires et les couches de tillites. Ces faits géologiques sont plutôt en faveur des théories qui font varier les positions respectives des pôles et des continents. Par exemple si nous imaginions qu'à la fin du tertiaire le rayonnement solaire était plus intense qu'aujourd'hui et qu'ainsi la température moyenne de la Terre était nettement plus élevée que la température de notre temps, nous aurions sans doute l'explication de ces faits connus qu'une végétation de palmiers, de fougères arborescentes, de bananiers poussait au Groënland et que l'Europe occidentale avait une flore subtropicale; les fossiles nous apportent la preuve évidente de sa présence. Mais quid des régions tropicales! La température y était encore plus forte qu'aujourd'hui. Cailleux a montré (29) d'après Molliard (1921, 1923)

que cette température était particulièrement favorable à un développement intensif de la vie végétale, et qu'en conséquence non seulement la vie végétale y était toujours possible, mais qu'au delà on pouvait croire qu'elle ait pu atteindre dans ces conditions son summum biologique. Je me rends d'autant plus volontiers à ce raisonnement que l'échauffement général devait entraîner une humidification de l'atmosphère et donc une pluviosité considérablement accrue dans les régions équatoriales. Cette augmentation de l'intensité du rayonnement devait par ailleurs être notablement atténuée dans ses effets calorifiques en zone intertropicale par l'épaississement probable de l'écran nuageux et l'importance du refroidissement résultant de l'évaporation terrestre après les pluies. Il faudrait donc envisager dans ces régions intertropicales, une extension considérable des forêts denses humides résultant du renforcement des pluies de toute origine, de mousson, d'alizé, de convection ou de relief. L'Afrique aurait dû être recouverte alors dans une très large zone équatoriale de forêt dense humide, sans discontinuité de l'Océan atlantique à l'Océan indien. Cette conclusion ne concorde pas avec celle des géologues. FURON (30) estime que les formations de sable et de grès de l'Afrique équatoriale indiquent au tertiaire un climat désertique et que la présence de la forêt équatoriale dans ces régions est inconcevable avant l'époque quaternaire.

Il y a entre cette hypothèse et l'affirmation du géologue R. FURON une contradiction absolue : « La grande forêt équatoriale n'a pas pu occuper ses emplacements actuels avant le quaternaire dont la base semble marquée par une carapace ferrugineuse. Elle a dû se trouver réduite à des refuges favorisés, d'où elle a pu repartir à la conquête de l'Afrique centrale ». Cette opinion est fondée sur l'existence d'une série de grès polymorphes nummulithiques reconnue dans tout le bassin du Congo (plateaux batékés), en Angola et même au Gabon. En Afrique équatoriale encore le Miocène inférieur avec une pénéplaine recouverte de graviers et des formations limonitiques semble avoir connu un climat chaud à deux saisons tranchées, l'une sèche, l'autre pluvieuse. Au dessus de la cuirasse ferrugineuse se trouve la série supérieure continentale du Kalahari, constituée de limons sableux de couleur ocre, témoignant encore d'un climat aride.

Le botaniste A. CHEVALIER (31) a émis l'opinion, en se plaçant à un autre point de vue, que la forêt dense en Côte d'Ivoire lui semblait d'origine assez récente.

Outre ces observations d'ordre géologique la théorie des pulsations climatiques conduit à des développements sur les variations dans la distribution de la végétation intertropicale au quaternaire, en Afrique et en Amérique, qui ne concordent que partiellement avec ceux qui ont été exposés en conséquence des théories mobilistes.

CONSÉQUENCE DE LA PÉRIODE GLACIAIRE EN AFRIQUE OCCIDENTALE ET ÉQUATORIALE

Le refroidissement général, la réduction de la pluviosité qui en est la conséquence amènent une rétraction et une fragmentation de la bande

forestière équatoriale. Comme dans l'hypothèse précédente, l'aridité augmentant surtout dans les secteurs de moindre résistance écologique, cette bande est découpée en plusieurs bastions isolés, refuges de la flore guinéo-congolaise : bastion libéro-ivoréen dans le bassin du bas Cavally, bastion ivoro-ghanéen dans le bassin de la Tanoé, bastion bas-camerounais, et surtout bastion gabonais. Peut-être aussi un bastion congolais s'est aussi constitué dans la dépression marécageuse de la cuvette congolaise ainsi que dans les hautes montagnes du Congo oriental.

Les conséquences de cette contraction de la forêt seraient donc en gros les mêmes que dans le cas où nous nous sommes placés précédemment. Observons toutefois que la persistance des forêts actuelles sur les montagnes de l'Angola, et celles des reliques forestières au Katanga ne peut s'expliquer que si la bande forestière équatoriale avait avant le bouleversement glaciaire une largeur beaucoup plus grande qu'aujourd'hui avec des limites sud dépassant le 10e latitude Sud au lieu du 4e latitude Sud actuellement.

Avec cette réserve l'hypothèse du refroidissement général survenu brutalement aurait amené les mêmes conséquences sur la végétation africaine équatoriale que dans l'hypothèse précédente et il n'est pas nécessaire d'y revenir en détail. Il n'en est pas ainsi pour l'Afrique australe. Dans le premier cas, il y avait réchauffement de cette partie du continent africain par comparaison avec les températures actuelles, du fait du déplacement vers le Sud de la zone intertropicale et donc une pluviosité accrue, d'où des extensions de la flore tropicale afromontagnarde vers le Sud.

Dans le cas présent l'Afrique du Sud n'est pas épargnée par l'aridité et il y a une régression biologique générale de la végétation. Pour expliquer l'imprégnation actuelle de la flore tropicale dans l'est et le sud de l'Afrique australe, il faut admettre qu'à l'aube quaternaire cette flore s'étendait très largement dans l'Est de l'Afrique australe, couvrant montagnes et plateaux. Sa disparition brutale aurait laissé ces vides du Veld de l'Afrique du Sud qui n'ont été que partiellement repris par la forêt lors des périodes interglaciaires et en particulier au cours de celle où nous nous trouvons.

La seconde hypothèse permet donc encore de répondre aux questions relatives aux variations de la distribution de la végétation et des flores qui se sont manifestées au quaternaire.

Dans l'hémisphère nord des difficultés se présentent au Sahara à l'époque de la glaciation. L'aridité y est intense, plus qu'aujourd'hui. La présence de la calotte glaciaire européenne est-elle suffisante à expliquer une humidification de l'Afrique du Nord et du Sahara septentrional, alors que la diminution des pluies est un fait fondamental de la climatologie des périodes de glaciation? Il est douteux que l'inlandsis européen ait pu déterminer un phénomène aussi grandiose que celui de l'invasion des montagnes du Hoggar par la flore forestière méditerranéenne. Dans l'hypothèse précédente cela se comprenait puisque outre l'effet direct possible de l'inlandsis il y avait surtout le déplacement des zones climatiques et que l'on pouvait imaginer que le parallèle de 50° était à hauteur de l'Algérie tellienne. La présence des reliques méditerranéennes au

Sahara central ne devient alors explicable que si nous admettons que ces reliques sont en réalité des vestiges d'une flore tempérée chaude humide paléoquaternaire d'avant les glaciations.

Nous serions donc conduits à envisager que l'Afrique à la fin du ter riaire, du moins avant la catastrophe glaciaire, était dans son ensemble beaucoup plus arrosée par les pluies qu'aujourd'hui et qu'en conséquence la végétation forestière y avait une extension plus grande que maintenant; que le nord du Sahara était couvert au moins par places d'une flore tempérée chaude, à conifères et feuillus caducifoliées; que la zone de forêt équatoriale était très largement dilatée par rapport à son emprise actuelle; que l'Afrique orientale était également couverte de forêt tropicale et subtropicale jusqu'à son extrémité sud, et que les déserts dans l'ensemble étaient beaucoup moins étendus qu'aujourd'hui ou même inexistants. C'est bien à cette dernière conclusion que nous aboutissons : il n'y aurait pas eu de grands déserts à la fin du tertiaire. Elle se heurte aux opinions des géologues.

CONSÉQUENCE DE LA PÉRIODE GLACIAIRE EN AMÉRIQUE DU SUD

La même hypothèse d'une large extension de la flore équatoriale et tropicale humide à l'époque tertiaire appliquée à l'Amérique du Sud n'est pas non plus satisfaisante. Des reliques d'une ancienne forêt à *Araucaria et Podocarpus*, nous l'avons déjà dit, se trouvent très au nord de la forêt d'*Araucaria* continue actuelle[1] dans laquelle ne commence que l'État de Parana. Cette forêt requiert un climat très pluvieux et doux, elle est incompatible avec un climat équatorial pluvieux et chaud. Ce climat optimum de l'*Araucaria* devait donc être celui d'une partie du plateau central brésilien couvert aujourd'hui de forêt tropicale humide et de campos cerrados sous un climat qui n'est plus propice à l'*Araucaria*.

CONCLUSIONS

Nos préférences dans l'état présent de nos connaissances très limitées et tenant compte essentiellement des faits biologiques et éventuellement géologiques vont plutôt à la première hypothèse. Une période soudaine et brutale de glaciation a eu pour conséquence dans la zone équatoriale et subéquatoriale de forêt dense humide une aridification qui a entraîné la disparition rapide de la plus grande partie de cette forêt en place, à l'exception de quelques bastions refuges de la flore. A la forêt a succédé immédiatement la savane herbeuse ou boisée. Dans le Sahara les effets ont été différents au Nord et au Sud. Au Nord, un climat plus humide et plus froid s'est établi entraînant l'extension jusque dans les montagnes du Sahara central de la végétation sylvestre méditerranéenne à conifères et espèces feuillues caducifoliées. Au Sud la désertification s'est aggravée, sévissant dans de grands secteurs de la zone actuelle sahélienne et souda-

1. Le botaniste Froes a découvert des *Podocarpus* dans la forêt amazonienne, à l'ouest de S. Luiz de Maranhao, non loin de la mer.

nienne. Cependant les rivières descendant vers le sud des montagnes du Sahara ont probablement permis des communications et des contacts de la flore méditerranéenne et de la flore tropicale sèche, en dépit de l'aridité climatique.

Au sud de l'équateur actuel le climat devient plus chaud et plus humide, attirant la forêt équatoriale qui tend à occuper une nouvelle bande territoriale vers le centre de l'Angola et le sud du Congo. Derrière elle les savanes herbeuses prennent possession des anciens sols forestiers. En Afrique orientale ce climat favorise l'expansion des forêts tropicales sur les montagnes et les hauts plateaux, ainsi que leur extension vers le sud où elles approchent de la région du Cap (Knysna). Les mêmes variations climatiques favorisent la progression des forêts dans le secteur N-W de Madagascar.

Les migrations de la végétation sont nécessairement en retard sur le bouleversement climatique qui s'est produit; la disparition de la forêt dense humide quand le milieu devient aride est vraisemblablement brutale, mais sa progression vers le sud à climat devenu propice est lente. La forêt avance probablement en s'étirant le long des rivières et par les ravins dans le relief; on peut difficilement croire à un déplacement de masse de la forêt.

La phase de déglaciation qui n'est pas moins soudaine et rapide que la phase de glaciation, et peut être au contraire plus brutale, ramène partiellement la forêt équatoriale sur ses positions initiales, avec un grand décalage dans le temps, de sorte qu'aujourd'hui toute l'aire écologiquement possible pour cette forêt n'est pas encore occupée. La tendance à la progression persiste, entravée par les défrichements et les feux de brousse.

Quelques séquelles forestières subsistent dans le sud où progressent les savanes boisées et forêts claires à la rencontre des nouvelles lisières (actuelles) de la forêt équatoriale. *Ainsi les savanes des plaines de la Ngounié, les savanes littorales du Gabon, de la Côte-d'Ivoire, de la vallée du Niari, des plateaux batékés, les plateaux gréseux du sud du Congo, etc... s'étendent sur des aires qui furent abandonnées par la forêt équatoriale dans le déroulement de ses migrations les plus récentes et dont certaines ne sont pas encore reconquises tandis que d'autres au Sud ne sont pas encore colonisées par la flore en expansion des savanes boisées et forêts claires australes. La forêt dense n'a pas encore réussi à récupérer tous les sols trop sableux et toutes les aires où les conditions locales du climat ne lui sont pas très favorables.* Les lisières septentrionales de la forêt marquent le front actuel de la progression vers le Nord mais elles n'ont pas encore atteint les limites qui leur sont écologiquement accessibles. La reconquête de la terre est entravée partout où les conditions du milieu, surtout celles du sol, sont moins favorables puis aussi par les défrichements et les feux. Ainsi s'expliquent en partie les savanes du V en moyenne Côte-d'Ivoire, les savanes du plateau camerounais, celles des grès de la Sangha, de l'Ouellé au Congo.

Il y a aussi régression générale des forêts de montagnes des hauts plateaux en Afrique orientale, de même dans le centre et l'ouest de Madagascar.

Les steppes herbeux du haut Veld de l'Afrique du Sud, les steppes des hauts plateaux de Madagascar, l'instabilité des forêts malgaches de l'Ouest et du Centre en sont le résultat.

Quant au Sahara, la péjoration du climat intervenue dans le Nord a fait disparaître la flore forestière méditerranéenne, sauf des vestiges montagnards.

SUR LES HOMOLOGIES DES FLORES AFROMONTAGNARDES OCCIDENTALE, ORIENTALE ET AUSTRALE

C'est un fait remarquable, bien reconnu, que les grandes homologies qui existent entre les flores des hautes montagnes de l'Afrique occidentale et celles des chaînes de montagnes de l'Afrique orientale et australe, en dépit des distances considérables qui les séparent. Beaucoup de genres orophiles africains sont communs à tous ces sommets, certaines espèces aussi; d'autres, de l'Est et de l'Ouest, considérées comme différentes ne sont que des espèces vicariantes. Cette flore est caractéristique d'une Région chorologique afromontagnarde, où l'on peut suivant l'altitude distinguer deux domaines; domaine afro-alpin au-dessus de 3 000 m et domaine afro-altimontain en-dessous de 3 000 m. Ce dernier peut être subdivisé géographiquement en plusieurs sous-domaines : oriental, austral, angolan et occidental.

Le domaine afro-alpin n'est pratiquement pas représenté en Afrique occidentale, le Mt Cameroun seul dépassant 3 000 m. Le second Domaine occupe en Afrique occidentale des aires incomparablement plus petites qu'en Afrique orientale et australe, ce qui avec les distances considérables qui séparent les hautes montagnes de l'Est de celles de l'Ouest, rend encore plus remarquable la similitude des flores. Ce sous-domaine occidental comprend la chaîne des volcans alignés le long d'une ligne de fracture S.-W.-N.-E. passant par les îles San Tomé (2 024 m), Fernando Po (Pic St-Isabel 3 007 m, Pic Serrano 2 662 m) et jalonnée sur le continent par les volcans du Mt Cameroun (4 070 m), Manengouba (2 420 m) et des Bamboutos (2 679 m). En Afrique occidentale les plus hauts sommets sont le Mt Loma (2 000 m) en Sierra Leone et les Mts Nimba (1 800 m) sur les confins Côte-d'Ivoire-Guinée. La flore afro-montagnarde sur ces montagnes de l'Afrique occidentale de très moyenne altitude est très peu importante. Cependant il est à noter qu'on y a signalé la présence de quelques espèces afro-montagnardes qui n'existent pas dans la forêt dense humide de basse ou moyenne altitude, laquelle sépare d'une barrière qui leur est infranchissable la Guinée et le Cameroun de l'Afrique orientale. Ainsi parmi ces espèces orophiles caractéristiques on a signalé un houx, *Ilex mitis*, au Mt Nimba qui se trouve sur toutes les hautes montagnes de l'Afrique et même de Madagascar, des espèces de *Maesa*, *Lachnopylis*, *d'Olea* au Fouta Djalon.

C'est au Cameroun et à Fernando Po évidemment que cette flore afro-montagnarde occidentale est la mieux représentée. On y retrouve tous